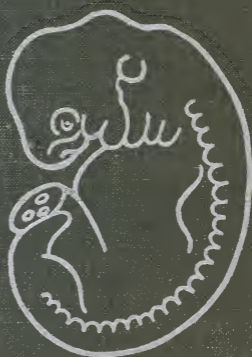


КРАТКИЙ
ОЧЕРК
ЭМБРИОЛОГИИ
ЧЕЛОВЕКА



L1332692

85



X

ИЗДАТЕЛЬСТВО

•МЕДИЦИНА•

ЛЕНИНГРАДСКОЕ

ОТДЕЛЕНИЕ



А. Г. Кнорре

A19-594

5A2.1
K 536
B

КРАТКИЙ ОЧЕРК ЭМБРИОЛОГИИ ЧЕЛОВЕКА

**С ЭЛЕМЕНТАМИ
СРАВНИТЕЛЬНОЙ,
ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ
И ПАТОЛОГИЧЕСКОЙ
ЭМБРИОЛОГИИ**

2-е ИЗДАНИЕ



1967

Книга содержит данные по общей эмбриологии, сравнительной эмбриологии позвоночных и эмбриологии человека. В соответствии с пожеланиями читателей расширены главы о причинных факторах развития и об аномалиях развития и эмбриопатиях. Наряду с литературными данными приводятся собственные результаты исследований автора. Книга хорошо иллюстрирована. Рассчитана на студентов-медиков, врачей различных специальностей, биологов. Может служить учебным пособием для медицинских институтов.

Алексей Георгиевич Кнорре

Краткий очерк эмбриологии человека

С элементами сравнительной, экспериментальной и патологической эмбриологии

Редактор З. С. Кацнельсон
Переплет художника Б. Н. Осенчакова
Художественный редактор
Н. Г. Молодцова
Техн. редактор Т. И. Бузрова
Корректор М. С. Бозданова

Сдано в набор 17/XI 1966 г. Подписано к печати 10/VII 1967 г. Формат бумаги 70×108^{1/16}
Бум. л. 8,375. Печ. л. 16,75 Учетно-изд. л. 20,22
Условных л. 23,45. Тираж 5000 экз. ЛН-71
Заказ № 1749. Цена 1 р. 58 к.
Бумага офсетная.

Ленинградское отделение издательства
„Медицина“. Ленинград, Д-104,
ул. Некрасова, д. 10.
Типография им. Володарского Ленгиздата
Фонтанка, 57



Государственная библиотека
им. В. Г. Белинского
г. Свердловск

СОВЕТ
им. В. Г. Белинского
Обмен фонд

Свердловская областная
универсальная научная библиотека
им. В. Г. Белинского
РАЗРЕШЕНО КОПИРОВАТЬ
Акт № 19 от 19.4.89
Подпись

5-1332692

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящий краткий очерк эмбриологии человека с элементами общей, сравнительной и экспериментальной эмбриологии имеет целью восполнить нехватку руководств по эмбриологии для медицинских высших учебных заведений. Написанное А. А. Заварзинным специально для медвузов «Краткое руководство по эмбриологии человека и позвоночных животных», выдержавшее четыре издания (1932—1939), теперь стало библиографической редкостью и в некоторых отношениях, естественно, устарело. Данная книга, по замыслу автора, должна облегчить изучение эмбриологии студентам-медикам и врачам.

В учебной программе медицинских высших учебных заведений сведения по эмбриологии рассредоточены: 1) элементы экспериментальной эмбриологии без должной сравнительно-описательной основы включены в курс общей биологии; 2) сравнительная эмбриология ранних стадий развития ланцетника, позвоночных и человека изучается в курсе гистологии и эмбриологии (в первой, общей его части); 3) краткие сведения по органогенезу приводятся в курсе нормальной анатомии; 4) фрагментарные сведения об эмбриональном гистогенезе органов вкраплены в курс гистологии и эмбриологии (вторая часть — частная гистология); 5) наконец, сведения по патологической эмбриологии (аномалии развития, эмбриопатии и т. д.) рассматриваются в курсах патологической анатомии, патологической физиологии и отчасти акушерства и гинекологии.

Как правило, во всех этих курсах уделяется недостаточно внимания сведениям по эмбриологии, особенно по наиболее важной для врача частной эмбриологии человека. В данном очерке сделана попытка объединить все эти разрозненные элементы единой науки — эмбриологии — в едином связном изложении.

Для обеспечения понимания учащимися исторической (филогенетической) обусловленности процессов индивидуального развития человека приводится необходимый минимум сведений по сравнительной эмбриологии позвоночных. Это важно для выработки у учащихся на конкретном фактическом материале исторического подхода к биологическим явлениям вообще, что является совершенно необходимым для врача. Такой принцип построения курса эмбриологии, убедительно обоснованный А. А. Заварзинным в его уже упоминавшемся «Кратком руководстве», полностью себя оправдал в практике преподавания, прочно лег в основу существующей программы по гистологии и эмбриологии для высших медицинских учебных заведений и сохраняет полную силу для настоящего времени и на будущее.

Для разъяснения непосредственной причинной обусловленности нормального хода развития и его нарушений (аномалий, эмбриопатий) приводится необходимый минимум сведений по экспериментальной эмбриологии животных.

В заключительной главе дается сжатый очерк проблемы взаимоотношений индивидуального и исторического развития организмов на фоне краткого обзора истории идей, методов и основных открытий в области эмбриологии.

В настоящем втором издании предлагаемой книги к главе I (о половых клетках и оплодотворении) добавлен небольшой раздел, посвященный факторам, определяющим пол. Обновлены и дополнены главным образом главы VIII, IX и XI, относящиеся непосредственно к развитию человека. Из них глава XI («Аномалии развития») значительно расширена и, по сути дела, написана заново с учетом того, что книгой пользуются не только студенты двух младших, но и старших курсов, а в известной мере и врачи; при ее составлении использованы соответствующие разделы новой сводки R. Willis «The Borderland of Embryology and Pathology» (2nd ed., London, 1962). В остальных главах сделаны сравнительно незначительные исправления и добавления и заменена часть рисунков.

Как копии рисунков, заимствованных из различных источников, так и оригинальные рисунки с препаратов в большинстве своем выполнены З. Д. Земцовой; автор приносит ей сердечную благодарность за большую и решающую помощь в иллюстрировании этой книги.

А. Г. Кнорре

ВВЕДЕНИЕ

**(Предмет и задачи эмбриологии.
Объекты и методы эмбриологического
исследования.
Основные разделы эмбриологии)**

Эмбриология — наука о развитии зародыша (по-гречески *embryon* — зародыш, *logos* — слово, наука). Под зародышевым, или эмбриональным, развитием понимается тот ранний период индивидуального развития организма — онтогенеза (от *on*, *ontos* — существо, *genesis* — развитие), который проходит от момента оплодотворения (зачатия) до рождения на свет (у живородящих организмов) или до вылупления из яйцевых оболочек (у яйцекладущих животных). Процессы развития протекают в этот период особенно быстро, бурно, закономерности индивидуального развития выступают особенно ярко.

Однако фактически эмбриология не ограничивается изучением только зародышевого (эмбрионального) периода развития, а в значительной степени захватывает как предшествующий, предзародышевый (проэмбриональный) период — развитие половых клеток, так и последующий, послезародышевый (постэмбриональный) или послеродовой (постнатальный) период индивидуального развития. Например, эмбриология изучает личиночные формы и метаморфоз у животных с непрямым развитием, явления регуляции формы (в частности, регенерации) не только у зародышей, но и у взрослых организмов и т. д. Поэтому некоторые склонны толковать эмбриологию как учение об индивидуальном развитии вообще. А индивидуальное развитие организма, начинаясь с момента оплодотворения материнской яйцевой клетки отцовским сперматозоидом, включает и период старения и завершается смертью. Следовательно, при таком чрезмерно широком понимании эмбриологии старость и смерть тоже должны были бы являться объектом изучения эмбриологии, что представляет явный абсурд. Правильнее считать эмбриологию частью более широкой науки об индивидуальном развитии организмов — онтогенетики.

Эмбриология исследует как общие закономерности индивидуального развития, проявляющиеся в развитии всех многоклеточных животных организмов от губок и кишечнополостных до членистоногих и позвоночных (включая человека), так и частные особенности процессов индивидуального развития, характерные для представителей отдельных типов, классов или даже для отдельных видов животных. В связи с этим приходится различать общую эмбриологию, рассматривающую наиболее общие вопросы и наиболее широкие закономерности индивидуального развития, и частную эмбриологию отдельных групп животных (например, эмбриология сельскохозяйственных животных, эмбриология промысловых рыб, эмбриология насекомых и т. д.). Разумеется, факты и закономерности частной эмбриологии доставляют материал для разработки вопросов общей эмбриологии. Одним из важных разделов частной эмбриологии является эмбриология человека.

Изучение эмбрионального развития можно проводить различными способами. Простейший и наиболее давно существующий из них — простое наблюдение и описание того, как происходит нормальное развитие зародыша у тех или иных животных или человека (описательная эмбриология). Уже и такой способ исследования позволяет устано-

вить не только важные факты, но и вывести некоторые закономерности. Например, Аристотель в IV в. до н. э., К. Ф. Вольф в XVIII столетии, изучая развитие цыпленка в яйце, установили, что части и органы зародыша не содержатся в яйце в готовом виде, как это умозрительно предполагалось в то время многими, а возникают заново из более простых и однородных частей. Следовательно, развитие представляет собой не развертывание и рост чего-то уже преобразованного, как учили преформисты¹, а является подлинным развитием, новообразованием, появлением чего-то нового, не бывшего раньше. Точно так же путем наблюдения и обобщения наблюдаемых фактов К. М. Бэр (1828, 1837) установил, что развитие идет от простого к сложному, от общего к частному, от однородного к разнородному.

Сравнение процессов развития у разных животных (сравнительная эмбриология) дает новый материал для обобщений. Примером обобщений сравнительно-описательной эмбриологии являются вывод К. М. Бэра о том, что каждому типу животного мира свойствен особый тип эмбрионального развития, и вывод А. О. Ковалевского о том, что при всех различиях в процессах развития животных различных типов и классов имеется общая для всех их последовательность основных стадий развития.

С выходом в свет «Происхождения видов» Ч. Дарвина (1859) и быстрым проникновением эволюционной идеи в некоторые из биологических дисциплин сравнительный метод в эмбриологии приобрел, благодаря трудам А. О. Ковалевского, И. И. Мечникова, Ф. Мюллера, Э. Геккеля и других, новое эволюционное содержание. Общие черты в развитии различных животных стали рассматривать как проявление их генетического родства, и изучение эмбриологии стало одним из основных средств выяснения филогении животного мира и отдельных его групп. Эволюционная эмбриология второй половины XIX в., сыгравшая столь крупную роль в утверждении и дальнейшем обосновании эволюционной теории, выросла прежде всего именно из сравнительно-описательной эмбриологии. Правда, в ряде работ А. О. Ковалевского и И. И. Мечникова сравнительно-описательный метод сочетается с экспериментальным, однако большинство эмбриологов-эволюционистов работало без применения эксперимента, а потому и без достаточного причинного анализа явлений развития.

Как реакция на такое одностороннее развитие методов эволюционной эмбриологии в конце XIX столетия возникло новое направление исследований, названное его основателем — немецким эмбриологом В. Ру — механикой развития. Основным методом эмбриологии был объявлен экспериментальный метод, а основной задачей — ие «филогенетические спекуляции», а «каузальный (причинный) анализ» явлений развития. Представители «механики развития» (В. Ру, Г. Дриш, Г. Шпеман и др.) произвели множество тонких экспериментов над зародышами (главным образом амфибий) — разделение зародышей на части и прослеживание дальнейшего развития этих частей, пересадка частей зародышей с одних мест тела на другие, изменение химического состава среды, в которой происходит развитие, и т. д. Эти опыты дали много ценного для понимания движущих сил эмбрионального развития. Но трактовка результатов этих опытов велась нередко в отрыве от идеи исторического развития организмов, от эволюционной теории Дарвина. Исследователей интересовало лишь, какие конкретные причины, действуя в данный наблюдаемый момент, обуславливают именно такой,

¹ Praeformatio — преобразование (лат.).

а не иной ход развития организма и его частей. Исторический метод многие последователи механики развития объявили излишним и спекулятивным, а факторы развития стремились по возможности свести к физическим и химическим явлениям. Такой метафизический, механистический подход не мог не привести к многочисленным ошибкам в выводах и в теоретических концепциях, а в некоторых крайних случаях привел и к полной сдаче позиций идеализму. Так, например, Дриш пришел к антинаучному выводу, что ведущим фактором развития, обуславливающим целесообразность возникающей организации, является энтелехия (жизненная сила).

Советскую эмбриологию характеризуют, с одной стороны, творческое продолжение традиций дореволюционной русской эмбриологии, созданной трудами К. М. Бэра, А. О. Ковалевского, И. И. Мечникова — широта и разносторонность постановки проблемы, эволюционный подход к явлениям эмбрионального развития; с другой стороны — критическое использование всего лучшего, что создано представителями современной зарубежной эмбриологии — широкое использование эксперимента, стремление к причинному объяснению явлений. В работах советских эмбриологов исторический и экспериментальный методы не противопоставляются друг другу, а взаимно дополняют друг друга: сами результаты экспериментов оцениваются с позиций эволюционного учения. Но для советской эмбриологии, как и для советской науки вообще, характерно и нечто новое — стремление не только к объяснению явлений, к констатации закономерностей, но и к овладению ими в интересах практики. Именно поэтому в советской эмбриологии особенно разностороннюю разработку получили вопросы взаимоотношения развивающегося организма и среды, так как именно условия среды являются теми рычагами, посредством которых можно целенаправленно изменять и ход индивидуального развития.

Наиболее важными для человеческой практики областями эмбриологии являются эмбриология человека, эмбриология сельскохозяйственных животных, эмбриология промысловых рыб, эмбриология вредителей сельского хозяйства, эмбриология паразитов человека и животных.

Эмбриология человека охватывает как изучение его нормального развития, так и исследование патологических отклонений в ходе развития (патологическая эмбриология) и возникновения врожденных аномалий, уродств (тератология). То и другое в равной мере важно для понимания многих проблем медицины, почему изучение эмбриологии человека и входит вместе с анатомией и гистологией в фундамент медицинского образования.

▼ Процессы эмбрионального развития человека являются результатом долгих преобразований процессов индивидуального развития наших животных предков и потому чрезвычайно сложны. Они могут быть должным образом поняты только при сопоставлении с процессами развития зародыша у животных, главным образом позвоночных, где многие сложные явления представлены в более простом виде. Для понимания эмбриологии человека необходимо изучить, как протекают процессы эмбрионального развития у животных, близких к предкам позвоночных, — у бесчерепных (на примере ланцетника), а затем проследить, как постепенно изменялся и усложнялся ход эмбрионального развития в эволюционном ряду позвоночных, от низших форм к высшим. Иначе говоря, рассмотрению эмбриологии человека необходимо предпослать элементы сравнительной, эволюционной эмбриологии.

Возможности экспериментирования над зародышами человека крайне ограничены, за исключением опытов культивирования *in vitro*,

т. е. «в стекле» на искусственной питательной среде, для чего используются полученные при вынужденных по медицинским показаниям операциях яйцеклетки человека или же частицы тканей зародышей и плодов. Поэтому для причинного анализа явлений нормального развития человека и патологических отклонений этого развития необходимо привлечение опытов над зародышами животных. Иначе говоря, необходимо изложение основ или хотя бы элементов экспериментальной эмбриологии животных.

Эмбриология первоначально развивалась как преимущественно морфологическая дисциплина. Основным объектом ее изучения издавна являлось нормальное, а также экспериментально или патологически измененное развитие форм и структур (морфология развития). Однако в ходе эмбриогенеза развиваются не только формы и структуры, но и функции органов и тканей зародыша, изменяется и их химизм. Поэтому уже в прошлом столетии зародились, а в XX в. сформировались, обособились и значительно разрослись новые направления в изучении развития зародыша — эмбриофизиология и химическая эмбриология. Таким образом, эмбриология в целом давно перестала быть узко морфологической дисциплиной.

В последние два десятилетия эмбриология вступает во все более тесный контакт с еще двумя биологическими дисциплинами — цитологией и генетикой. Если рассматривать развитие зародыша специально с точки зрения процессов, протекающих в его клетках, то целостный процесс развития можно условно разделить на следующие элементарные составные, тесно взаимосвязанные процессы: размножение клеток (преимущественно путем митоза), клеточный рост, миграция клеток и взаимоперемещения клеточных комплексов, дифференциация, или специализация, клеток и их неклеточных производных, межклеточные взаимодействия и, наконец, отмирание части клеток. В результате взаимодействий клеток, а также клеточных комплексов различной сложности возникает интеграция частей зародыша, т. е. объединение их в одно слаженное целое — в силу этого развитие никогда не может быть полностью расчленено на вышеперечисленные элементарные, клеточные процессы и не может рассматриваться как простая их сумма. Как поведение клеток зародыша, так и взаимодействия между ними, различные у разных видов организмов, сложились исторически в ходе филогенеза и определяются наследственными факторами в тесной связи с воздействиями условий внешней среды. Выяснение роли хромосом и нуклеиновых кислот в осуществлении синтеза специфических для каждого организма белков в самое последнее время показало, что причинные факторы развития невозможно изучать в отрыве от генетических факторов, т. е. в первую очередь от тех изменений, которые в ходе эмбриогенеза происходят с ядерным, хромосомным аппаратом клеток зародыша.

ПОЛОВЫЕ КЛЕТКИ И ОПЛОДОТВОРЕНИЕ**(проембриональный период развития, прогенез)**

Новые организмы всегда возникают от себе подобных — организмов предыдущего, родительского поколения того же вида. Только в длинном ряду поколений в результате непрерывно действующего в природе естественного отбора мелких наследственных изменений, наиболее соответствующих данным (относительно постоянным или изменяющимся) условиям внешней среды, происходит заметное изменение видовых свойств; от старых видов происходят новые. Всегда налицо материальная преемственность между следующими друг за другом поколениями организмов: индивидуумы нового, дочернего поколения обязательно возникают из некоторой части вещества организмов предшествующего родительского поколения.

Таким образом, началу индивидуального развития всякого организма предшествует возникновение и некоторый путь развития исходного материала (исходных клеток) нового организма в составе родительских организмов. В случае полового размножения таким материалом, возникающим в недрах организмов родительского поколения, являются половые клетки, которые проходят сложный путь изменений, прежде чем станут способными к оплодотворению и смогут дать начало новым организмам. Этот период развития, предшествующий началу собственно индивидуального развития, получил название **проембрионального периода, или прогенеза**.

У тех животных, которым свойственно бесполое размножение, новый дочерний организм может развиваться из значительной части тела материнского организма, иногда из половины его (деление у амёб, жгутиконосцев и инфузорий, из многоклеточных — у некоторых червей: почкование у гидры и других кишечнополостных, из хордовых — у оболочников). Однако среди представителей высших животных типов (членистоногие, моллюски, подтип позвоночных в типе хордовых) распространено только половое размножение. Последнее, впрочем, свойственно и почти всем более низко организованным формам, у которых встречается тот или иной способ бесполого размножения (не исключая и большинства представителей простейших).

Половое размножение в той форме, в которой оно встречается у многоклеточных животных, а также человека, морфологически характеризуется следующими тремя особенностями:

1. Источником образования новых дочерних организмов служат особые, специальные клетки родительского организма — половые клетки, или **гаметы**¹, причем для образования дочернего организма чаще всего достаточно участия одной клетки каждого из родительских организмов (в отличие от вегетативного бесполого размножения многоклеточных — деления, почкования, когда дочерний организм возникает сразу за счет многоклеточной части материнского организма).

¹ Gamos (греч.) — брак; гаметы — «брачующиеся».

2. Имеется два рода половых клеток — мужские и женские, которые чаще всего (но не всегда) вырабатываются разными родительскими особями — мужскими и женскими, или самцами и самками. У многих животных, особенно низших, оба сорта половых клеток вырабатываются одним и тем же родительским организмом (явление гермафродитизма). У млекопитающих и человека истинный гермафродитизм¹, т. е. наличие в гонадах разнородных участков, из которых одни производят мужские, а другие — женские половые клетки, встречается лишь в виде крайне редкой аномалии. Мужские и женские половые клетки в подавляющем большинстве случаев отличаются друг от друга как по своим морфологическим признакам, так и по физиологическим свойствам, т. е. обладают так называемой половой дифференцировкой.

3. Для образования нового дочернего организма, как правило, необходимо слияние по меньшей мере двух половых клеток — одной мужской и одной женской; этот процесс слияния называется оплодотворением. Таким образом, хотя новый организм возникает из одной клетки — оплодотворенного яйца или, точнее, зиготы², сама эта клетка возникает путем слияния двух в одну. У ряда животных, например у птиц, в оплодотворении участвует не одна, а много мужских половых клеток, но и в этом случае ядро лишь одной из них сливается с ядром яйцеклетки и принимает участие в образовании ядра зиготы.

Приведенная характеристика полового размножения нуждается в двух оговорках:

а) из перечисленных трех признаков полового размножения первый является для полового размножения общим с одной из форм бесполого размножения — спорообразованием, при котором (например, у мхов, грибов, папоротников) новый, дочерний организм тоже возникает из специальной клетки материнского организма — споры. И это не случайно, так как, по-видимому, половое размножение, как это отчетливо видно, по крайней мере у растительных форм, исторически развилось путем усложнения процесса спорообразования. Но спорообразование лишено второго и третьего признаков полового размножения;

б) в некоторых, сравнительно редких случаях у полового размножения может отсутствовать либо второй, либо третий признак. Например, у некоторых жгутиконосцев нет внешней выраженной половой дифференцировки, при оплодотворении сливаются две морфологически одинаковые половые клетки (изогаметы). Такая примитивная форма полового размножения носит название изогамии³. Наконец, в определенных случаях (например, у тлей, у пчел при развитии трутней, а под влиянием искусственных химических или механических воздействий также и у рыб, лягушек) половое размножение может претерпеть вторичное упрощение, и тогда из одной только женской половой клетки — яйцеклетки — без всякого процесса оплодотворения может развиться новый, дочерний организм. Такое вторично упрощенное половое размножение носит название девственного размножения, или партеногенеза⁴.

Все эти факты свидетельствуют о том, что нет резкой, непреходимой грани между половым и бесполом размножением, наличие промежуточных форм свидетельствует об историческом происхождении полового размножения от бесполого. Нормально, однако, у всех позвоночных (не говоря уже о человеке) половое размножение обладает всеми вышеперечисленными характерными чертами и отчетливо отличается от бесполого.

В чем же биологический смысл полового процесса? Почему у подавляющего большинства животных и растений размножение осуществляется в форме полового размножения, т. е. сопровождается слиянием

¹ Гермафродит — согласно греческой мифологии, сын Гермеса и Афродиты, соединенный по поведению богов с нимфой Салмакидой в одном теле.

² Zygota — спаренная (греч.). Так в Древней Греции называлась упряжка двух волов.

³ Isos (греч.) — равный, одинаковый; gamos — брак; gameo — вступаю в брак (греч.).

⁴ Parthenos — девственница; genesis — происхождение, развитие (греч.).

двух обладающих половой дифференцировкой гамет в одну клетку — зиготу, дающую начало новому организму? Правильный, материалистический ответ на этот вопрос был дан в общих чертах еще Ч. Дарвином. «Ответ на это, — писал он, — ...заключается в той большой выгоде, которая происходит от слияния двух нескольких дифференцированных особей; и, за исключением наиболее низко стоящих организмов, это возможно лишь при помощи половых элементов, так как последние состоят из клеток, отделяющихся от тела, содержащих в себе зачатки каждой части организма и способных полностью сливаться друг с другом... Потомство от соединения двух различных особей, особенно если их прародители подвергались очень различным условиям, имеет огромное преимущество по высоте, весу, конституциональной силе и плодовитости над самоопыленным потомством каждого из родителей. И этот факт вполне достаточен для того, чтобы объяснить происхождение половых элементов, т. е. генезис двух полов»¹.

Дарвин, таким образом, подчеркивает, что в результате слияния двух, отличающихся по своим свойствам половых клеток, усиливается жизнеспособность и плодовитость потомства, что и дает ему преимущество в отношении выживаемости и дальнейшего расселения. Именно поэтому половой способ размножения получил преимущество над бесполом, вследствие чего закрепился и стал основным способом размножения в подавляющем большинстве групп как растительного, так, особенно, и животного царства. Характерно, что уже Дарвин обратил внимание на большое значение различий в условиях существования скрещиваемых мужских и женских особей: эти различия в условиях существования, влияя в неодинаковом направлении на отцовскую и материнскую особь, вызывают усиление различий между половыми клетками и тем самым увеличение жизнеспособности и плодовитости потомства. Опираясь на современный ему опыт животноводов и растениеводов, а также на собственные эксперименты по скрещиванию, Дарвин не только впервые сформулировал научную теорию пола и полового размножения, но сделал из нее практические выводы о вреде длительного близкородственного разведения и о необходимости, при скрещивании между собой близкородственных особей, содержания их по возможности в различных условиях. «Следовательно, — писал он, — тот, кто желает скрестить близко родственных между собой животных, должен содержать их в возможно различных условиях»².

В конце XIX в. обозначился кризис буржуазной биологии, нашедший свое выражение в стремлении многих биологов подменить материалистическую основу дарвинизма метафизическими, идеалистическими концепциями. Вейсман и его последователи искусственно противопоставили половые клетки («зародышевую плазму») остальному организму и его клеткам («смертной соме»), объявив «зародышевую плазму» потенциально бессмертной и передаваемой в не изменяемом внешними условиями виде от поколения к поколению. Вопреки очевидным фактам, говорящим, что половые клетки возникают в составе организма, составляя на первых порах часть его тела, и вместе со всем организмом подвержены влиянию внешних условий существования, последователи Вейсмана считают половые клетки каждого данного организма непосредственными производными половых клеток, давших начало этому организму (т. е. родительских половых клеток). Эта кон-

¹ Ч. Дарвин (1876). Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном царстве. Сочинения, т. 6, стр. 622.

² Там же, стр. 620.

цепция означает на деле отрицание развития, органической эволюции. Еще К. А. Тимирязев осудил мистическую вейсмановскую схему, согласно которой тело (сома) организмов следующих друг за другом поколений представляет собой лишь побочный продукт неиссякаемой и бессмертной зародышевой плазмы, которая в смысле своей изменчивости будто бы совершенно независима от этого своего побочного продукта, т. е. от тела организма¹.

В материалистической и, в частности, советской биологии получило убедительное обоснование другое представление, согласно которому половые клетки принципиально не отличаются от прочих клеток тела и не должны быть им противопоставляемы. Половые клетки образуются организмом в процессе его развития и подвержены действию условий этого развития, внешних условий среды, а не передаются преемственно из поколения в поколение в неизменном виде.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПОЛОВЫХ КЛЕТОК.

ПОНЯТИЕ О ПОЛОВОМ ЗАЧАТКЕ

И КРИТИКА ТЕОРИИ «ПОЛОВОГО ПУТИ».

(«НЕПРЕРЫВНОСТИ ЗАРОДЫШЕВОЙ ПЛАЗМЫ».)

Первым вопросом, подлежащим рассмотрению, является вопрос об источнике происхождения половых клеток в индивидуальном развитии организма. В отношении растений этот вопрос решается сравнительно просто: у них половые клетки возникают непосредственно из тканевых клеток взрослого растения, по достижении им определенной стадии развития. Аналогичные отношения наблюдаются у некоторых низко организованных многоклеточных животных, например у губок: специально дифференцированные клетки взрослой губки (воротничковые жгутиковые клетки, звездчатые клетки, амебоциты и т. д.) способны превращаться в гонимиты, дающие начало женским и мужским половым клеткам. Однако у более высоко организованных животных, в том числе позвоночных, специализация тканевых клеток заходит слишком далеко, и они, насколько до сих пор известно, теряют способность превращаться в половые клетки.

1 При развитии зародыша, когда происходят процессы тканевой дифференцировки (специализации) клеток различных эмбриональных зачатков, часть клеток зародыша сохраняет относительно малодифференцированный характер (какой был присущ всем клеткам зародыша на наиболее ранних стадиях его развития), не участвуя в образовании специализированных тканей. Эти клетки, получившие в совокупности название полового зачатка, или гонимобласта, входят в состав зачатка гонады («половой железы» — семенника или яичника) и, размножаясь, дают в дальнейшем, при половом созревании организма, начало женским или мужским половым клеткам.

У большинства животных и, в частности, у всех позвоночных половой зачаток возникает сравнительно поздно, когда зародыш в целом состоит уже из многих тысяч клеток. Такие же отношения наблюдаются у человека. Исследованиями русских ученых² было показано, что клетки, дающие в дальнейшем начало половым элементам (первичные половые клетки), впервые обнаруживаются у зародыша кролика и цып-

¹ К. А. Тимирязев. Исторический метод в биологии. Сочинения, т. VI, Сельхозгиз, М., 1939, стр. 166.

² В. Я. Рубашкин (1909), В. М. Данчакова (1931).

ленка на той стадии эмбрионального развития, когда уже наметились основные зачатки зародыша и внезародышевых частей. Топографически их первое появление приурочено к области внезародышевой желточной энтодермы, т. е. того зачатка, клетки которого обрастают нераздробившуюся массу желтка и образуют желточный эпителий, участвующий в переработке и всасывании желтка. Такое местонахождение первичных половых клеток, или гоноцитов (как принято называть клетки полового зачатка), объясняется, по П. П. Иванову, их большой потребностью в питательных веществах, содержащихся с самого начала в клетках желточной энтодермы, например, куриного зародыша в виде многочисленных желточных включений. Здесь же, в стенке временного зародышевого органа — желточного мешка (см. гл. V и VI), в состав которого входит желточная энтодерма, развиваются и первые кровеносные сосуды, обеспечивающие дыхание зародыша. Близость первичных половых клеток к кровеносным сосудам важна ввиду высокой потребности этих клеток в кислороде. На более поздних стадиях развития первичные половые клетки мигрируют по кровеносным сосудам (переносятся током крови) или перемещаются в мезенхиме и попадают в определенную область мезодермальной целомической выстилки (среднего зародышевого листка, выстилающего в виде эмбрионального эпителия вторичную полость тела зародыша), принимая участие в образовании зачатка гонад. Как показали новые исследования, у человеческого зародыша, как и у зародышей курицы и кролика, имеют место первое появление клеток полового зачатка в области желточной энтодермы и последующая миграция этих клеток в область целомической мезодермы, где происходит закладка гонад¹ (рис. 1). Здесь первичные половые клетки вступают в тесную связь с тканями гонады, в первую очередь с так называемыми фолликулярными клетками, берущими начало из целомического эпителия зародыша. Эти вспомогательные фолликулярные элементы, окружая развивающиеся половые клетки, принимают активное участие в снабжении последних питательными веществами, поступающими с кровью, приносимой в яичник кровеносными сосудами. Все дальнейшее развитие как мужских, так и женских половых клеток теснейшим образом связано с изменениями фолликулярных клеток, которые в яичнике образуют вокруг каждой развивающейся половой клетки эпителиальный пузырек — фолликул, а в семеннике принимают участие, вместе с половыми элементами, в образовании стенок семенных канальцев, в толще которой и происходит дальнейшее развитие мужских половых клеток. Таким образом, согласно наиболее убедительно обоснованной точке зрения, половые и вспомогательные (фолликулярные) элементы имеют разное происхождение: первые берут начало из полового зачатка (гонобласта), вторые — из целомической эпителиальной выстилки. Половые элементы лишь топографически и трофически (т. е. через обмен веществ) связаны с фолликулярными элементами и целомической выстилкой, и не могут возникать ни из фолликулярных клеток, ни из целомического эпителия.

Существует, впрочем, и другая точка зрения, согласно которой половые клетки у позвоночных и человека возникают непосредственно из клеток эмбрионального

¹ Политцер (1928), Витши (1948). Эдемс, Рокк и Данцигер (1953) установили первоначальную локализацию и этапы последующей миграции первичных половых клеток у человеческих зародышей с помощью гистохимической методики Гомори, выявляющей щелочную фосфатазу. Этим ферментом особенно богаты первичные половые клетки, поэтому на них избирательно осаждается сульфид кобальта, благодаря чему эти клетки выделяются своим черным цветом на фоне остальных клеток зародыша, почти бесцветном.

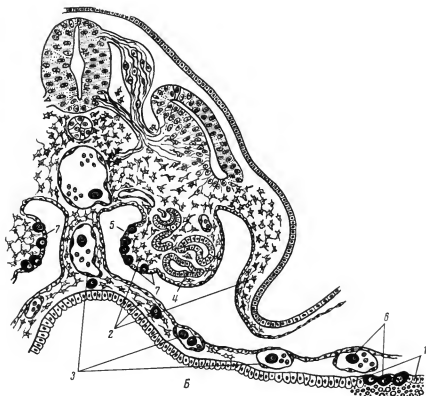
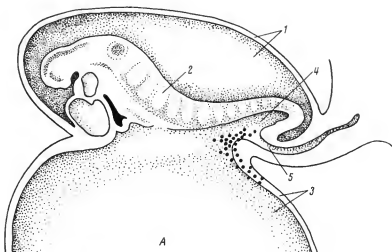


Рис. 1. Желточный мешок как место первичной локализации гонацитов. А — локализация первичных половых клеток на 4-8 неделе внутриутробного развития зародыша человека (по Витши, 1948, схематизировано). Гонациты, обозначенные жирными черными точками, находятся исключительно в составе эпителия желточного мешка и прилежащих участков задней кишки. 1 — амнион; 2 — зародыш; 3 — желточный мешок; 4 — задняя кишка; 5 — аллантоис. Б — схема миграции первичных половых клеток из желточного мешка в зачаток гонады (разные этапы миграции условно нанесены на один и тот же поперечный разрез зародыша). (Из Паттена, видоизменено). 1 — эпителий желточного мешка; 2 — мезенхима; 3 — сосуды; 4 — первичная почка; 5 — зачаток гонады; 6 — первичные половые клетки; 7 — зачатковый эпителий.

целомического эпителия, покрывающего зачаток гонады, и имеют, таким образом, общее происхождение со вспомогательными, фолликулярными элементами гонады. Такое представление основано на том, что обычные гистологические методики на определенных стадиях развития зародыша не выявляют различий между потомками первичных половых клеток и прочими эпителиальными (целомическими) элементами в составе «зачаткового эпителия» гонады. Последующее появление резко выраженных различий между элементами обоего рода воспринималось многими исследователями как новообразование половых элементов за счет эмбрионального целомического эпителия. Но и при том, и при другом решении вопроса эмбриологические факты достаточно ясно свидетельствуют в пользу безусловной правильности положения материалистической биологии о том, что половые клетки возникают из неполовых, «соматических» клеток зародыша.

В последние годы получены весьма убедительные экспериментальные доказательства того, что первичные половые клетки у зародышей высших позвоночных, действительно, возникают в стенке желточного мешка и лишь вторично, с током крови, заносятся в зачатки гонад. Так, у куриных зародышей на ранних стадиях развития клетки полового зачатка, локализованные еще в стенке желточного мешка (в участке, именуемом «зачатковым серпом», окаймляющем передний конец тела самого зародыша), убивали рентгеновыми лучами. Такие зародыши при последующем развитии оказывались стерильными, т. е. лишенными половых клеток. Однако, если такого стерильного зародыша срастить с другим, необлученным зародышем, так чтобы у них установилось общее кровообращение, то стерильный зародыш «инвазируется» через кровотоки первичными половыми клетками нормального зародыша. Зачатки его гонад развиваются в направлении семенников или яичников, в зависимости от пола того зародыша, с которым он был сращен (опыты французского эмбриолога Симона).

У некоторых животных наблюдается значительно более раннее обособление полового зачатка. Так, например, у представителя круглых червей — аскариды — обособление полового зачатка (первой из первичных половых клеток, дающей путем многократного деления начало остальным первичным половым клеткам зародыша) происходит на стадии 16 бластомеров, т. е. когда весь зародыш состоит из 16 малодифференцированных эмбриональных клеток, образовавшихся в результате дробления оплодотворенного яйца. Аскарида — один из сравнительно немногочисленных в природе крайних примеров особенно раннего обособления полового зачатка, но и этот крайний пример показывает, что половой зачаток возникает лишь тогда, когда организм зародыша стал многоклеточным и достиг определенной стадии развития. Ясно, таким образом, что и здесь половой зачаток, а значит, и возникающие из него позднее половые клетки являются производными организма зародыша, возникают за счет клеток, не являющихся половыми (рис. 2), а вовсе не непосредственно за счет зиготы.

При описании развития полового зачатка у аскариды и других животных сторонники «непрерывности зародышевой плазмы» переворачивают действительные отношения, утверждая, например, будто дробление яйца аскариды на 2, 4, 8, 16 клеток представляет собой процесс последовательного обособления этой первичной половой клеткой остальных пятнадцати («соматических», телесных, неполовых) бластомеров. На деле, конечно, не «соматические» бластомеры являются производными полового зачатка, а, напротив, бластомер, дающий позже начало половому зачатку, сам образуется неполовыми клетками зародыша. Это видно из того, что от стадии 2 до стадии 16 бластомеров ни одна часть зародыша аскариды, будучи отделена от остальных его частей, не способна дать начало целому зародышу и, следовательно, обладает гораздо более узкими потенциями развития, чем половые клетки, возникающие позднее. Еще нагляднее это демонстрируется при эмбриональном развитии тех животных, у которых половой зачаток возникает сравнительно поздно, как это имеет место у высших позвоночных и человека.

ПОГАШЕНО

Государственная библиотека
Библиотечка
им. В. И. Ленинского
г. Свердловск

ROBERT
№ 17

А. А. Заварзин справедливо рассматривает половой зачаток и в эмбриологическом, и в филогенетическом аспекте как часть многоклеточного организма, специально приспособившуюся к воспроизведению новых поколений организмов. По А. А. Заварзину, если мы примем, что «у первых, не имевших тканевой дифференцировки животных половые клетки могли развиваться из любой недифференцированной клетки тела, то проблема выделения полового зачатка становится не более сложной, чем проблема дифференцировки на ткани»¹.

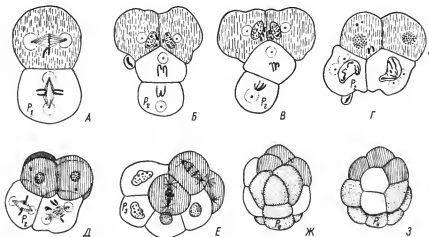


Рис. 2. Дробление и обособление полового зачатка у аскариды (по Бовери и Цур-Штрассену, из П. П. Иванова).

А — стадия двух бластомеров; Б, В, Г — стадия четырех бластомеров; Д — стадия 8 бластомеров (вид справа); Е — стадия 8 бластомеров (вид справа); Ж — стадия 16 бластомеров (вид с брюшной стороны); З — стадия 16 бластомеров (вид справа). P_1, P_2, P_3, P_4 — бластомеры, содержащие материал будущего полового зачатка; P_5 — гонобласт (половой зачаток, представленный на 16-клеточной стадии отдельным бластомером и дающий в дальнейшем начало первичным половым клеткам — гооцитам).

Мы видели уже, разбирая раннее возникновение полового зачатка у аскариды, что даже и этот крайний пример ровно ничего не говорит в пользу идеалистической вейсмановской «теории непрерывности зародышевой плазмы», так что эта теория не имеет под собой ни малейших фактических оснований. К тому же аскарида — представитель крайне специализированной группы круглых червей, во многом деградировавшей в процессе эволюции, характеризующийся малочисленностью и постоянством клеточного состава, ранней необратимой специализацией большинства клеток тела, утерей способности к регенерации и т. д., т. е. случай в значительной мере исключительный. Столь раннее обособление полового зачатка, как у аскариды, встречается в животном мире скорее как исключение, чем как правило.

СПЕРМАТОГЕНЕЗ И ООГЕНЕЗ

По мере развития зародыша первичные половые клетки в составе зачатка гонады размножаются, давая начало большому количеству мелких клеток — сперматогониев (в мужской гонаде — семени-

¹ А. А. Заварзин. Очерки эволюционной гистологии крови и соединительной ткани, 1, Медгиз, 1945, стр. 51 и 52.

ке) или оогониев (в женской гонаде — яичнике). Таким образом, как процесс развития мужских половых клеток (сперматогенез), так и процесс развития женских половых клеток (оогенез) начинается с периода размножения. Сперматогонии в семеннике у млекопитающих, а также и человека продолжают размножаться в течение почти всей жизни организма, до старости, когда это размножение постепенно затухает. С наступлением половой зрелости и даже раньше часть сперматогониев, прекращая размножаться, вступает на путь дальнейшего развития в направлении превращения в мужские половые клетки (сперматозоиды). Это — сложный и довольно длительный процесс: период размножения сменяется последовательно периодами роста, созревания, формирования.

Тем временем остальные сперматогонии продолжают размножаться, и по мере увеличения их количества все новые генерации сперматогониев вступают на путь образования сперматозоидов, переходя от периода размножения к периоду роста, а затем созревания и формирования. У человека этот процесс совершается более или менее непрерывно в течение всего периода половой зрелости, под влиянием различных условий то ослабляясь, то усиливаясь.

Иначе обстоит дело в яичниках. По имеющимся данным, у млекопитающих и человека период размножения оогониев завершается несколько раньше или несколько позже момента рождения. Следовательно, приблизительно ко времени рождения имеется определенное количество незрелых половых клеток (ооцитов), которое в дальнейшем не только не популяется, но, напротив, уменьшается вследствие непрерывно происходящих процессов разрушения части незрелых половых клеток. Завершение периода роста и созревание женских половых клеток имеют место главным образом уже в течение половой зрелости, причем у человека в процессы роста и созревания вовлекается одновременно большей частью лишь одна женская половая клетка, что происходит один раз в каждые четыре недели.

Проследим более подробно процессы сперматогенеза и оогенеза. Начнем с первого (рис. 3).

В течение первого периода сперматогенеза — периода размножения — клетки полового зачатка, будущие мужские половые элементы, представлены сперматогониями. Это — мелкие округлые элементы, с очень незначительным количеством цитоплазмы в виде тонкой каемки вокруг ядра, энергично размножающиеся митозом.

У млекопитающих и человека развитие мужских половых клеток происходит в извитых семенных канальцах — многочисленных извитых тонких трубочках, из которых состоит семенник. Стенка семенного канальца состоит из тонкой соединительнотканной основы и внутреннего сперматогенного слоя, образованного сертолиевым эпителием и расположенными в его толще мужскими половыми элементами на разных стадиях их развития. Аппикальные концы (верхушки) сертолиевых клеток обращены в просвет канальца, в периферических же участках сертолиева слоя находятся ядродержащие базальные части этих элементов. Элементы сертолиева эпителия (соответствующие фолликулярным клеткам яичника, см. ниже) являются активными посредниками между кровью, приносимой в семенник кровеносными сосудами, и развивающимися половыми элементами, обеспечивая снабжение последних питательными веществами. Сертолиевы клетки заполняют промежутки между округлыми половыми элементами и образуют ту непосредственную среду, в которой происходит развитие последних и через которую

осуществляется воздействие на развивающиеся половые клетки со стороны организма, его нервной и эндокринной систем.

Так как большинство сперматогониев находится на той или иной стадии митотического деления, то на окрашенных гематоксилином пре-

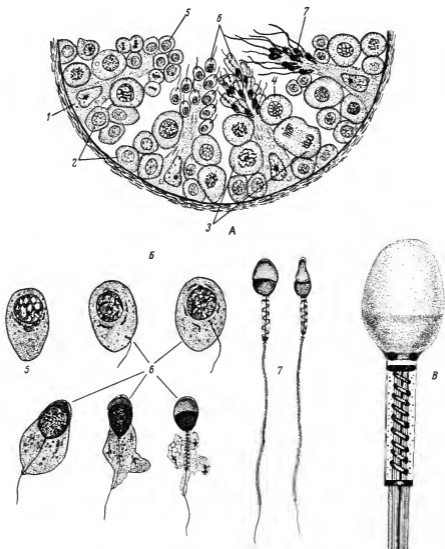


Рис. 3. Сперматогенез и сперматозонды (из Паттена и Клара).

А — поперечный разрез семенного канальца; Б — последовательные стадии формирования сперматозондов; В — схема строения сперматозоида человека. 1 — сертолиева клетка; 2 — сперматогонии; 3 — сперматоциты I порядка; 4 — сперматоциты II порядка; 5 — сперматиды; 6 — последовательные стадии формирования спермиев; 7 — готовые спермии.

паратах многие из них представляются темными в силу интенсивного окрашивания хроматина и хромосом. Встречающиеся между сперматогониями ядра фолликулярных (сертолиевых) клеток отличаются светлой окраской, большими размерами и не округлой, а чаще всего неправильно конусовидной формой.

Второй период сперматогенеза — период роста — характеризуется прекращением размножения сперматогониев и превращением их в сперматоциты I порядка. Сперматоциты растут, увеличиваясь в размерах в 4 и более раз. На препаратах семенника млекопитающих и человека сперматоциты I порядка отличаются от сперматогониев положением в стенке канальца — ближе к просвету последнего, значительно более крупной величиной и часто более светлой окраской.

Сперматоциты I порядка после кратковременного пребывания в интерфазе вступают в длительную профазу, в течение которой происходит одновременная подготовка к двум делениям созревания: редукционному, или мейозу, и эквационному, или обычному митозу. Поэтому эта длительная профаза получила название мейотической. Ядро сперматоцита (аналогично и ооцита) I порядка в течение мейотической профазы претерпевает сложную перестройку (рис. 4 и 5). Появляющиеся в начале мейотической профазы хромосомы очень тонки и длинны (лептотенная стадия, или лептотема), затем сильно утолщаются (пахтениная стадия, или пахтима), причем попарно сближаются (конъюгация, или синнапс) и одновременно удваиваются (диплотенная стадия, или диплотема). Нередко конъюгировавшие парные хромосомы вслед за этим взаимно перекручиваются (стрепсентная стадия, или стрепсинема)¹. После этого хромосомные структуры временно становятся невидимыми, а затем вновь появляются, но при этом хромосомы оказываются не только толстыми, но и резко укороченными (диакinesis). На этом завершаются ядерные перестройки в периоде роста, и сперматоциты I порядка приступают к делениям созревания (см. ниже).

Третий период сперматогенеза носит название периода созревания. Созревание заключается в двух быстро следующих друг за другом делениях сперматоцитов I порядка, в результате чего сначала получаются два сперматоцита II порядка (или пресперматиды), а затем четыре сперматиды. Сперматоциты II порядка вдвое, а сперматиды — вчетверо мельче по объему сперматоцитов I порядка и расположены, соответственно, еще ближе к просвету семенного канальца. От сходных с ними по величине сперматогониев сперматиды отличаются на препаратах более светлой окраской и имеют большее количество цитоплазмы. Сперматоциты II порядка сравнительно редко попадают на срезах через семенные канальцы, так как второе деление созревания следует сразу за первым и эти клетки, едва успев образоваться, делятся на сперматиды.

В большинстве тканевых клеток, а также зиготе, клетках зародыша (в том числе клетках его полового зачатка), сперматогониях (также оогониях) и сперматоцитах (соответственно ооцитах) I порядка образуется при делении характерное для данного вида организмов диплоидное (двойное, парное) число хромосом, например у человека 46, т. е. 23 пары. В сперматиде, напротив, число хромосом оказывается гаплоидным (простым, ординарным, не парным; например, у человека 23 хромосомы). Следовательно, при созревании мужских (а также женских) половых клеток происходит уменьшение (редукция) числа хромосом и тем самым количества ядерного вещества вдвое, по сравнению с прочими клетками организма. При оплодотворении происходит соединение ядерного вещества мужской и женской половых клеток, в результате чего зигота, приступая к дроблению, имеет уже не гаплоидное (простое, непарное), а диплоидное (двойное, парное) число хромосом. Это удвоение числа хромосом не следует понимать механистически, чисто количественно, как простое «суммирование» материнского и отцовского «хро-

¹ На основании анализа экспериментов со скрещиванием многие генетики считают, что в процессе этого тесного контакта гомологичных хромосом каждой пары, сопровождаемого их перекручиванием, может иметь место обмен соответствующими участками гомологичных хромосом (кроссинговер), увеличивающий разнообразие сочетаний материнской и отцовской наследственности.

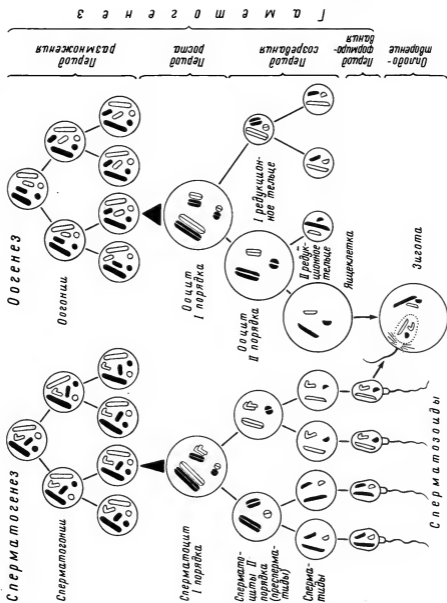


Рис. 4. Схема сперматогенеза, оогенеза и оплодотворения.

мосомных наборов». Ядерное вещество мужской и женской половых клеток не суммируется, а объединяется, образуя новое, качественно отличное ядерное вещество зиготы. При делении (дроблении) зиготы возникает не гаплоидная, а диплоидная группа хромосом.

Четвертый период сперматогенеза — период формирования спермиев. В течение этого периода сперматиды приобретают специальные приспособления, необходимые для обеспечения процесса оплодотворения, становясь живчиками (спермиями), или сперматозоидами. У млекопитающих и человека этот процесс заключается в следующем. Ядро сперматиды, сильно уплотняясь (обезвоживаясь) и уменьшаясь в размерах, а также несколько удлинняясь и уплощаясь, образует основную массу головки сперматозоида (см. рис. 3). Цитоплазма сперматиды сохраняется лишь в виде тонкого слоя вокруг ядра, образуя на переднем конце головки спермия чехлик с заостренным концом — перфораторием, которому приписывали функцию прободения оболочки яйцевой клетки при оплодотворении¹. Чехлик (акросома) содержит в себе видоизмененные элементы внутриклеточного сетчатого аппарата и участвует в выработке ферментов (гиалуронидазы), разрушающих оболочку яйцеклетки при оплодотворении. Клеточный центр (центросома) сперматиды участвует в образовании среднего отдела спермия, а именно шейки и связующей части, а также осевой нити хвоста сперматозоида. В так называемом главным отделе хвоста осевая нить одета тонким цитоплазматическим чехликом, концевой отдел хвоста состоит из голой осевой нити. Большая же часть цитоплазмы сперматиды распадается, не принимая непосредственного участия в построении тела сперматозоида. Хондриосомы, смещаясь в связующую часть среднего отдела, образуют здесь подобие спиральной нити, обвивающей основание осевой нити. Средний отдел и хвостик (жгутик) сперматозоида представляют двигательный аппарат мужской половой клетки; сохранившаяся в определенных условиях среды (жидкая, притом щелочная, среда) энергичные движения, жгутик обеспечивает активную подвижность сперматозоида.

Мы видим, таким образом, что сперматозоид является весьма специализированной клеткой, снабженной всеми необходимыми функциональными и морфологическими приспособлениями, обеспечивающими оплодотворение, т. е. слияние его с яйцеклеткой: сюда относятся мелкая величина спермия, наличие жгутика и акросомы, активная подвижность и т. д.

Процесс развития женских половых клеток (оогенез) имеет ряд общих черт с процессом сперматогенеза, характеризуясь, как и этот последний, наличием периодов размножения, роста и созревания. Как и при сперматогенезе, созревание женских половых клеток проходит в форме двух последовательных делений созревания и сопровождается уменьшением числа хромосом вдвое (редукция). В то же время процесс оогенеза имеет и существенные отличия по сравнению с развитием мужских половых клеток. Если при сперматогенезе период роста выражен сравнительно слабо, а период формирования характеризуется наиболее существенными преобразованиями развивающейся семенной клетки, то при оогенезе, напротив, гораздо более длительным является период роста, тогда как период формирования отсутствует (см. рис. 4).

Период размножения проходит у млекопитающих и человека в течение эмбрионального развития женского организма. В это время клетки полового зачатка представлены мелкими оогами. Уже

¹ Perforare (лат.) — пробуривать.

к концу внутриутробного развития зародыша оогонии, прекращая размножаться, становятся ооцитами I порядка, которые, однако, вырастают лишь весьма незначительно и в большинстве своем сохраняются в таком состоянии в яичнике до периода половой зрелости организма. Лишь некоторые из ооцитов приступают к дальнейшему развитию значительно раньше, не доходя, однако, до полного созревания. С наступлением половой зрелости организма отдельные ооциты вступают в процесс дальнейшего роста, а затем и созревания. При этом в про-

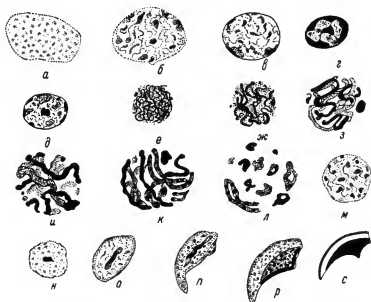


Рис. 5. Изменения ядерного (соответственно хромосомного) аппарата при сперматогенезе у мыши (по К. К. Суриковой). а — ядро сперматогония типа А («стволовый» сперматогоний, дающий начало новым поколениям сперматогониев); б — ядро сперматогония промежуточного типа; в — ядро сперматогония типа В (сперматогоний, дающий начало сперматоциту I порядка); г — ядро сперматоцита I порядка в интерфазе; д — е — мейотическая профазы сперматоцита I порядка; е, ж — лептотенная стадия, лептотенема; з, и — пахитенная стадия, пахитенема; к — диплотенная стадия, диплотенема; л — диакинез; м — ядро сперматоцита II порядка; н — ядро сперматиды; о — с — формирование головки спермия из ядра сперматиды.

цессе роста ооцитов отчетливо различимы два периода: период «малого роста», когда происходит главным образом увеличение размеров ядра и цитоплазмы, и период «большого роста», в течение которого в цитоплазме главным образом накапливается то или иное количество желточных включений. Эти включения образуются за счет тех питательных веществ, которые приносятся в яичник кровью материнского организма. В состав желтка входят белки, жиры и жироподобные вещества (липоиды, например лецитин). Чем больше в яйцеклетках данного животного накапливается желточных включений, тем более выражен период «большого роста». Желтка, накапливаемого в цитоплазме в виде мелких гранул, очень мало в яйцеклетках ланцетника, плацентарных млекопитающих и человека. Его значительно больше, например, в яйцах амфибий, где желточные гранулы имеют форму овальных пластинок. Особенно много желтка образуется в цитоплазме яиц рептилий и птиц. У последних он представлен так называемыми

желточными шарами, имеющими довольно разнообразные структуру и химический состав, а также мелкими каплями и гранулами. Ядерное вещество ооцита претерпевает в периоде роста сложную перестройку, которая аналогична происходящей в сперматоцитах. Ядро превращается в крупный и чаще всего не окрашиваемый ядерными красителями (содержащий относительно мало дезоксирибонуклеиновой кислоты) «зародышевый пузырек», центросома в ооците у многих животных исчезает.

Вслед за периодом роста следует период созревания, заключающийся, как и при сперматогенезе, в двух последовательных делениях ооцита, приводящих к образованию четырех клеток с гаплоидным числом хромосом. Однако существенным отличием от сперматогенеза является то, что эти деления резко неравномерны. Ооцит I порядка делится на почти столь же крупную клетку — ооцит II порядка и на ничтожно мелкую клетку — первое редукционное (или полярное) тельце. Это деление настолько резко неравномерно, что нередко говорят, что ооцит I порядка отпочковывает от себя полярное тельце, ставящее ооцитом II порядка. Далее точно таким же образом ооцит II порядка отделяет от себя второе редукционное тельце, ставящее зрелой яйцеклеткой, готовой к оплодотворению. Первое полярное тельце иногда делится митотически на две мелкие клетки. В зависимости от того, произойдет это или нет, в результате делений созревания образуется либо три, либо четыре клетки, в том числе одна полиоценная яйцевая клетка и два или три абортивных полярных, или редукционных, тельца. Эти последние получили свое название «полярных» тельц потому, что их выделение происходит на анимальном полюсе яйца, соответствующем приблизительно будущему переднему концу зародыша (в частности, у лацетника и позвоночных). Редукционными же они называются потому, что в результате их отделения происходит редукция, т. е. уменьшение, числа хромосом и количества хроматина в яйцеклетке¹. Другое название этих мелких абортивных клеток — «направительные тельца» — происходит от существовавшего прежде ошибочного представления, будто они направляют движение сперматозоида при его проникновении в яйцо во время оплодотворения.

У многих животных, а также, по-видимому, у человека оба деления созревания происходят до проникновения спермия в цитоплазму яйца; у других спермий проникает после первого, но до второго деления созревания (лацетник и др.), у некоторых даже до первого деления созревания (аскарида).

Неравномерность делений созревания при оогенезе объясняется биологической целесообразностью максимального снабжения цитоплазмой и желтком одной из четырех клеток, получающихся при делениях созревания ооцита, за счет трех остальных клеток, ставящихся в силу этого абортивными клетками, быстро гибнущими и не принимающими участия в дальнейшем развитии.

Таким образом, следует отметить три основных отличия оогенеза от сперматогенеза: 1) период роста при оогенезе длиннее, чем при сперматогенезе, и имеет более или менее отчетливое подразделение на период «малого роста» и период «большого роста»; ооцит вырастает значительно больше, чем сперматоцит, и у большинства животных накапливает питательные желточные включения в цитоплазме; 2) из ооцита I порядка, в противоположность сперматоциту I порядка, получается

¹ От *reduco*, *reducere* (лат.) — тянуть назад, возвращать, в смысле уменьшения, «обратного развития».

не 4, а лишь одна полноценная половая клетка, остальные же три abortивны (полярные тельца); 3) в оогенезе практически отсутствует период формирования.

Сравним теперь мужскую и женскую половые клетки. При всей биологической «равноправности» их в процессе оплодотворения, в формировании наследственности дочернего организма, перед ними все же, если можно так образно выразиться, стоят совершенно разные функциональные задачи, соответственно этому и специализация их идет в резко различных направлениях. Яйцеклетка должна обеспечить зародыш будущего организма основной исходной массой цитоплазмы и, особенно у яйцекладущих животных, достаточным количеством питательного материала. Но именно поэтому она должна быть сравнительно крупной и не может быть активно подвижной. Как правило, яйцевые клетки бывают в сотни, а у животных с богатыми желтком яйцами — в миллионы раз крупнее мужских половых клеток¹. Вместе с тем, у большинства животных яйцеклетка лишена centrosомы и в связи с этим, по-видимому, неспособна в обычных условиях (без оплодотворения или какого-либо внешнего стимулирующего фактора) к самостоятельному делению. Нередко для яйцеклетки характерно образование защитных оболочек (например, у насекомых, где в яйцевых оболочках остается отверстие для вхождения сперматозоида — так называемое микропиле). Сперматозоид, напротив, должен обладать активной подвижностью, чтобы быть способным достичь яйцеклетки, и в связи с этим должен быть максимально разгружен от питательных веществ и обладать малыми размерами. Кроме того, спермии значительно многочисленнее яйцеклеток, так как шанс достичь яйцеклетки для каждого данного спермия весьма невелик. К тому же у ряда животных в осеменении одной яйцеклетки участвует не один, а несколько (иногда десятки и сотни) сперматозоидов. Так или иначе у человека и позвоночных в каждой одновременно выбрасываемой при половом акте порции семени (эякуляте) содержится сотни миллионов живчиков, а в оплодотворении из них участвуют один или немногие. В шейке спермия содержится centrosома, которую он вносит в яйцо, и в этом состоит одна из важных сторон процесса оплодотворения. За счет клеточного центра, или centrosомы, как мы видели, развивается и локомоторный аппарат спермия — приспособление, обеспечивающее активную подвижность семенной клетки. Ряд физиологических особенностей спермия (свойство двигаться против тока жидкости, выделение ферментов, определенным образом влияющих на яйцеклетку, и т. д.), а также морфологических черт представляют собой весьма совершенные приспособления, обеспечивающие возможность оплодотворения. Разумеется, все эти приспособительные к условиям существования организмов особенности мужских и женских половых клеток выработались исторически в процессе естественного отбора, как и все другие проявления органической целесообразности.

Свойства развивающихся половых клеток, а значит, и получающегося из них потомства в большой степени зависят от условий, в которых происходит их развитие. На физиологические и наследственные свойства половых клеток, а также на численность половых клеток, образуемых данным организмом, влияют такие факторы, как количество и качество пищи, получаемой животными. Так, прибавка кормов животного происхождения и витаминов повышает концентрацию и живучесть семени у бабрыков, повышает оплодотворяемость овец этим семенем и вес ягнят, рождающихся от данных производителей. Имеют значение крепость конституции, здоровье и возраст

¹ У большинства млекопитающих и у человека яйцеклетки сравнительно невелики, достигая 100—200 μ в диаметре.

животных. У млекопитающих и человека созревание сперматозоидов в семенниках происходит лишь при определенной температуре, на несколько градусов уступающей температуре тела. Именно с этим связано постоянное, а у некоторых животных — временное нахождение семенников в особом органе — мошонке. При хранении спермы для целей искусственного осеменения большое значение имеет химизм среды и свободный доступ кислорода (в анаэробных условиях хранения качество семени и получаемого потомства резко снижается). Из этого видно, что изучение вопросов физиологии половых клеток имеет непосредственное практическое, хозяйственное значение и в настоящее время разрослось в обширный и важный раздел биологии.

Физиология половых клеток человека изучена в значительно меньшей степени; во многих отношениях о ней приходится судить по тому, что известно о животных. Не подлежит сомнению, что знание конкретных физиологических особенностей яйцеклеток и спермиев человека в норме и в патологических условиях может иметь большое значение для медицинской практики.

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

Сущность процесса оплодотворения у многоклеточных животных состоит в объединении (слиянии) женской и мужской половых клеток (гамет), отделившихся от организмов родительского поколения, в одну новую клетку — зиготу, которая представляет собой уже не только клетку, но одновременно и организм нового, дочернего поколения.

Сперматозоид вносит в яйцеклетку главным образом свой ядерный материал, который и объединяется с ядерным материалом яйцеклетки в единое ядро зиготы. При этом, во-первых, гаплоидные наборы хромосом гамет объединяются в диплоидный набор хромосом зиготы, который затем, в ходе митотических делений зиготы и производных от нее клеток зародыша, сохраняется во всех (за сравнительно немногими исключениями) клетках тела развивающегося нового организма. Во-вторых, отцовская наследственность, привнесенная сперматозоидом (главным образом его головкой — ядром), объединяется с материнской наследственностью. Далее, сперматозоид вносит в яйцеклетку свою шейку, содержащую клеточный центр. У многих животных яйцеклетка лишена клеточного центра. Центросома сперматозоида и становится клеточным центром зиготы. Наконец, сперматозоид своим внедрением в яйцеклетку активизирует ее. В зиготе, по сравнению с неоплодотворенной яйцеклеткой, резко усиливается обмен веществ, и она как бы получает толчок к дальнейшему развитию. В ней происходит перестройка цитоплазматического материала и начинается подготовка к серии митотических делений (к дроблению). Мы видим, таким образом, что оплодотворение представляет собой сложный комплекс изменений, наступающих в результате слияния мужской и женской гамет в зиготу.

Оплодотворению предшествует осеменение, которое заключается в ряде биологических процессов, приводящих к контакту мужских половых клеток с женской и к проникновению одного или нескольких спермиев в цитоплазму яйцеклетки. Такой контакт наступает или в результате выпуска спермы в воду, где находятся яйцеклетки (у животных с наружным оплодотворением; например, поливая икры молокой у рыб), или в результате введения спермы в половые пути самки (у животных с внутренним оплодотворением). В последнем случае осеменение начинается введением спермы в женские половые пути и завершается встречей сперматозоидов с яйцеклеткой и проникновением одного или нескольких из них сквозь оболочку яйцеклетки в подболоечное пространство и даже в цитоплазму самой яйцеклетки. Последнее еще не есть оплодотворение. Некоторые из проникших в яйцеклетку сперматозоидов могут погибнуть или утилизироваться зиготой и зародышем как питательный материал. Собственно оплодотворение заклю-

чается, как уже подчеркнуто выше, в объединении одного из спермиев с яйцеклеткой в одну клетку — зиготу, причем ядро данного спермия (мужской пронуклеус) объединяется с ядром яйцеклетки (женским пронуклеусом) в единое ядро зиготы (амфинуклеус, или синкарион). Однако следует еще раз подчеркнуть, что оплодотворение отнюдь не сводится к простому суммированию ядерного материала (хромосом) яйцеклетки и спермия, как это нередко схематически изображают, а представляет собой сложный комплекс биологических процессов.

При внутреннем оплодотворении (в частности, у млекопитающих и человека) живчики, введенные в женские половые пути, продвигаются по этим путям в направлении к яйцедовам, а затем по яйцедовам до их верхней, ближайшей к яичникам части, где и происходит встреча живчиков с яйцеклеткой. Последнее обеспечивается тем, что у многих животных, например у кролика, процесс овуляции, т. е. разрыва зрелого фолликула в яичнике, так называемого граафова пузырька, и выходения из него яйцеклетки происходит обычно под влиянием полового акта, после чего на прохождение яйцеклетки в воронку яйцедов и на достижение живчиками верхней части яйцедов требуется приблизительно одинаковое время (несколько часов). При этом большую роль играет свойство спермиев двигаться против тока жидкости, поскольку секреты желез женских половых путей текут в направлении от яйцедов к влагалищу. Транспортировка спермы к верхней части яйцедов может дополнительно облегчаться спазматическими антиперистальтическими сокращениями женских половых путей при оргазме.

Установлено, что значение большого количества живчиков далеко не сводится к обеспечению шанса (вероятности) встречи одного из них с яйцеклеткой. Определенная значительная масса спермиев обеспечивает необходимые физиологические условия для проявления активности каждого отдельного спермия, а также влияет на яйцеклетку, активируя ее, вызывая у некоторых млекопитающих ее освобождение от окружающих фолликулярных клеток, вместе с которыми она вышла из яичника, и т. д. Так, если сперма кролика разбавлена в 100 раз, оплодотворения не происходит, тогда как при незначительном разбавлении (например, в 10 раз) оно происходит успешно.

Сперма вступает во взаимодействие с тканями слизистой оболочки матки и яйцедов, многие спермии проникают в клетки этих тканей и, будучи ассимилированы ими, производят, по-видимому, какие-то изменения в их функциях. В отношении этого еще слабо изученного процесса существует предположение, что это взаимодействие семен и тканей слизистой оболочки матки подготавливает последние к восприятию зародыша: его прикреплению к слизистой оболочке и питанию на первых стадиях развития. Не исключено также, что именно через подобное влияние спермы на ткани материнского организма и на обмен веществ материнского организма в целом и осуществляется главным образом влияние спермы (а не только спермия, который слился с яйцеклеткой) на развитие потомства.

Сперматозонды человека сохраняют живучесть и подвижность в женских половых путях в течение 3—4 дней, но способность к оплодотворению, по некоторым данным, — лишь в течение 1—2 дней с момента полового акта. Впрочем, в литературе существуют указания и на более длительную выживаемость живчиков как у животных, так и у человека.

Яйцеклетки у большинства изученных млекопитающих выделяются из яичников еще не зрелыми, на стадии ооцита, и окружены «лучистым венцом» (согопа *gadiata*) — плотным слоем фолликулярных клеток, нгравших трофическую (питающую) роль во время развития ооцита в яичнике. Тонкие отростки этих фолликулярных клеток проникают сквозь оболочку яйцеклетки (*zona pellucida*) в цитоплазму ооцита, придавая оболочке исчерченный вид. Чтобы стало возможным проникновение живчиков в яйцеклетку, у некоторых млекопитающих необходимо прежде всего разрушение этой преграды, освобождение яйца от окружающих его фолликулярных клеток. Это и происходит на втором этапе процесса осеменения под влиянием живчиков, которые выделяют ферменты, разжижающие межклеточное вещество, спаивающее между собой фолликулярные клетки. Благодаря действию этих ферментов, главным образом гиалуронидазы, растворяющей гиалуроновую кислоту в тканях, фолликулярные клетки отпадают, освобождая поверхность яйца. Установлено, что для рассеяния фолликулярных клеток, окружающих яйцо, необходимо совместное действие большого количества живчиков. Под влиянием ферментативного воздействия спермы происходит у некото-

рых млекопитающих и дозревание яйцеклетки (выделение второго поляриного тельца). Такое подготовительное к оплодотворению действие на яйцеклетку может оказывать не только семя самцов того же вида, что и самки, но и семя самцов других видов, например при осеменении яйцеклеток крольчихи семенем крысы, собаки, быка или барана. В некоторых случаях наблюдалось, что семя самца другого вида, даже с мертвыми, уже погибшими живчиками не только производит рассеивание клеток лучистого венца и дозревание яйцеклетки, но и вызывает начало дробления яйца, хотя проникновения спермиев в яйцеклетку в этом случае не происходит.

Именно на этом втором этапе процесса осеменения требуется совместное воздействие на яйцеклетку большого количества живчиков. Малое количество живчиков при оплодотворении животных ведет не только к снижению процента оплодотворяемости самок, но и к снижению их плодовитости, а также качества приплода.

Переходя к рассмотрению собственно оплодотворения — слияния половых клеток, следует подчеркнуть, что в противоположность осеменению, в течение которого влияние семени не обнаруживает узкой видовой специфичности, объединение женской и мужской половых клеток в зиготу происходит весьма избирательно. Как правило, соединяются яйцеклетки с живчиками животных одного и того же вида, что является важным приспособлением организмов к сохранению и продолжению вида. Однако, если половые клетки животных различных видов в большинстве случаев не объединяются в зиготу вследствие чрезмерной качественной разницы между ними (физиологической несовместимости), то, с другой стороны, половые клетки близкородственных особей (например, братьев и сестер) одного и того же вида являются также мало подходящими для оплодотворения в силу чрезмерного «биологического» (физиологического) сходства между ними. Иными словами, в процессе оплодотворения соединяются друг с другом не любые случайно встретившиеся половые клетки, а физиологически наиболее соответствующие друг другу по своей природе, что обеспечивает наилучшую жизнеспособность потомства. Многочисленные опыты с растениями и животными, проводимые путем опыления смесями пыльцы, осеменения смесями спермы или покрытия самки двумя и более самцами показывают, что избирательно, т. е. преимущественно, соединяются половые клетки, отличающиеся в определенной мере друг от друга (в пределах вида) различным происхождением и условиями жизни родительских организмов. В результате такого избирательного оплодотворения всегда (при должных условиях дальнейшего развития) получается более жизнеспособное, более мощное и плодовитое потомство, чем при слиянии половых клеток двух близкородственных организмов (например, самки и самца из одного помета у животных или двух цветков с одного и того же растения и т. п.).

Эта избирательность оплодотворения была экспериментально обнаружена у растений еще Дарвином.

В животном мире половой процесс значительно сложнее, чем у растений. Он осложнен прежде всего активной подвижностью большинства животных и (в случае внутреннего оплодотворения, например, у выших позвоночных) процессом спаривания. Само спаривание также происходит избирательно, причем ведущая роль в этом принадлежит центральной нервной системе. Помимо этого, избирательность на основе физиологического сродства самих половых клеток проявляется в преимущественном слиянии яйцеклетки с определенными сперматозоидами из общей массы спермы.

Встретившись с яйцеклеткой и в большом количестве окружив ее, сперматозоиды буквально «атакуют» яйцеклетку, стремясь со всех сторон проникнуть в нее (рис. 6). Проникает тот из них, навстречу которому яйцо, активно реагирующее на воздействие спермиев, выдвигает

небольшой вырост цитоплазмы — так называемый воспринимающий бугорок. У животных с моноспермным оплодотворением (например, у морского ежа) немедленно после проникновения сперматозоида в яйцеклетку последние выделяет (отслаивает) на своей поверхности оболочку оплодотворения, препятствующую проникновению в яйцо избыточных спермиев. В цитоплазму яйцеклетки проникают только головка, шейка спермия и его связующий отдел; хвостик остается снаружи и

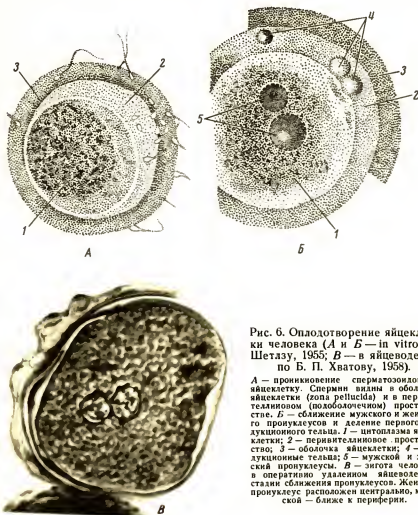


Рис. 6. Оплодотворение яйцеклетки человека (А и Б — *in vitro* по Шетазу, 1955; В — в яйцевом по Б. П. Хватову, 1958).

А — проникновение сперматозоидов в яйцеклетку. Спермии видны в оболочке яйцеклетки (зона pellucida) и в перивителлиновом (поболочечном) пространстве. Б — сближение мужского и женского пронуклеусов и деление первого редукционного тельца. 1 — цитоплазма яйцеклетки; 2 — перивителлиновое пространство; 3 — оболочка яйцеклетки; 4 — редукционные тельца; 5 — мужской и женский пронуклеусы. В — зигота человека в операционно удаленном яйцевом по стадии сближения пронуклеусов. Женский пронуклеус расположен центрально, мужской — ближе к периферии.

рассасывается. У животных с амёбондими, лишенными хвостика спермиями, например у аскариды, живчик проникает в цитоплазму яйцеклетки весь целиком.

У некоторых животных (акуловые рыбы, рептилии, птицы) распространено полиспермное осеменение. Однако и в этих случаях из числа избирательно проникших в яйцеклетку живчиков один, так же избирательно, вступает в полное соединение с ней, так сказать, «на равных правах» и участвует вместе с ядром яйцеклетки в образовании единого

ядра зиготы. Этот процесс и следует считать собственно оплодотворением, в результате которого и начинается развитие зиготы и ее дробление как следствие резкого повышения ассимиляционной и диссимиляционной деятельности. В зиготе по сравнению с неоплодотворенной яйцеклеткой в 70—80 раз усиливаются окислительно-восстановительные процессы (дыхание), резко возрастают теплопродукция и проницаемость цитоплазмы для различных веществ.

Образование ядра зиготы происходит у разных животных по-разному: у одних — головка спермия, набухая, превращается в мужское ядро (мужской пронуклеус), которое, не выходя из интеркинетического состояния, движется навстречу интеркинетическому ядру яйцеклетки (женскому пронуклеусу) и сливается с ним в единое ядро зиготы — амфинуклеус, или синкарион; лишь после этого ядро зиготы, переходя в митотическое состояние, образует диплоидное число хромосом, располагающихся в виде материнской звезды первого деления дробления. У других животных мужской и женский пронуклеусы, не сливаясь, переходят в митотическое состояние, образуя две гаплоидные группы хромосом, которые затем соединяются в один диплоидный комплекс, располагающийся в виде материнской звезды первого деления дробления.

Тонкие цитологические изменения и обменные процессы, происходящие при слиянии гамет и образовании зиготы у высших позвоночных, изучены крайне слабо. Новейшими исследованиями процесса оплодотворения у аскариды (П. В. Макаров) показано, что при проникновении сперматозоида в яйцеклетку цитоплазма и ядерное вещество обеих гамет, претерпевая глубокие биохимические и структурные изменения, преобразуются в новое, качественно отличное живое вещество зиготы.

У животных с физиологической, т. е. нормальной, постоянно встречающейся полиспермией (птицы и др.) остальные живчики, проникающие в яйцеклетку (помимо живчика, участвующего в собственно оплодотворении), ассимилируются оплодотворенным яйцом — зиготой. Их живое вещество включается в обмен веществ зародыша как источник питательных веществ и энергии, а возможно, и как «пластический», т. е. строительный, материал и определенным образом влияет на развитие зародыша. Этому «дополнительному оплодотворению» некоторые исследователи последнего времени придают большое значение с точки зрения управления наследственностью развивающегося зародыша путем искусственного оплодотворения смесями спермы или путем двукратного (либо многократного) спаривания самки с разнопородными самцами¹.

В опытах с оплодотворением яйцеклеток человека *in vitro*² некоторое количество сперматозоидов проникает через оболочку яйцеклетки (*zona pellucida*) в подоболочечное пространство и в овоплазму (см. рис. 6, А). Однако лишь один сперматозоид, навстречу которому яйцеклетка избирательно выдвигает цитоплазматический бугорок, участвует в оплодотворении, образуя мужской пронуклеус, сливающийся с женским пронуклеусом яйца (см. рис. 6, Б и В). На основании приведенных данных об оплодотворении яйцеклеток *in vitro* ряд эмбриологов (например, К. Мазанец, 1959; Б. П. Хватов, 1960) считают, что человеку и другим млекопитающим свойственно полиспермное оплодотворение. Другие исследователи, напротив, полагают, что полиспермия у млекопитающих, в том числе и человека, наблюдается лишь в патологических или необычных экспериментальных условиях.

По данным Остина и Брэдена (1953), в норме у крольчихи лишь 1,2—1,4% зигот ди- и триспермны. При оплодотворении яйцеклеток, недавно вышедших из фолликулов, количество полиспермных зигот достигает 3,5—8,8%. Если же провести покрытие крольчихи за 1—4 ч до овуляции, то 16,4% зигот оказывается полиспермными.

Вредное влияние перезревания как сперматозондов, так и яйцеклеток установлено у ряда сельскохозяйственных животных и учитывается в практике искусственного осеменения. У человека это вредное влияние, вероятно, еще более значительно, чем у ряда животных, поскольку у человека осеменение может иметь место на протяжении всего мен-

¹ См., например, М. М. Лебедев и М. П. Либизов, «Скрещивание и двойное спаривание в сельскохозяйственном животноводстве». Сельхозгиз, М.—Л., 1952.

² Менкин и Рокк (1948), Шеттлз (1955), Г. Н. Петров (1958).

струального цикла и, следовательно, более вероятным становится участие в оплодотворении перезревших половых клеток: сперматозоиды попадают в женские половые пути либо слишком задолго до овуляции (перезревание спермиев), либо слишком нескоро после нее (перезревание яйцеклетки). В том и другом случае могут возникать патологически измененные зародыши.

Разумеется, далеко не все факты и закономерности, установленные в отношении домашних животных, можно безоговорочно переносить на человеческий организм, обладающий значительными отличительными особенностями. Процесс оплодотворения у человека сравнительно мало изучен, здесь предстоит еще выяснить ряд вопросов, например об условиях, наиболее благоприятствующих оплодотворению и дальнейшему развитию зиготы, и т. д. Однако есть все основания считать, что в наиболее общих чертах этот процесс у человека протекает сходно с тем, что имеет место у млекопитающих животных.

Итак, оплодотворение приводит к возникновению зиготы, которая представляет собой одноклеточного зародыша, новый организм, приступающий к индивидуальному развитию. Если половые клетки (гаметы) являются лишь особым образом специализированными клетками образовавших их родительских организмов и не способны долго существовать без процесса оплодотворения, то зигота представляет собой уже не просто клетку, а целостный организм, обладающий новой высокой жизнеспособностью и начинающий новый характерный для вида жизненный процесс (жизненный цикл).

Показать, как происходит дальнейшее развитие зиготы, усложнение организации зародыша, формирование организма человека и позвоночных, — является задачей последующих глав нашего очерка эмбриологии.

Но в заключение настоящей главы необходимо рассмотреть еще вопрос о факторах, определяющих пол зародыша.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПОЛА

С оплодотворением у большинства животных и у человека связано определение пола зародыша. У некоторых животных определение пола не имеет прямого отношения к наследственности и обусловлено физиологическими факторами. Например, у морского червя *Bonellia* (из класса эхиурид) из личинки в отсутствие самки того же вида всегда развивается самка. Если же в сосуде с водой, куда помещена личинка, имеется самка бонеллии, то из личинки разовьется самец (у бонеллии он карликовый и «паразитирует» в теле самки, питаясь ее слизистыми выделениями). В этом случае развитие самца определяется какими-то веществами, выделяемыми самкой в окружающую воду. Однако у большинства животных, в том числе почти у всех позвоночных и у человека, существует генетический, или хромосомный, механизм определения пола. Мужской и женский пол отличаются по хромосомному набору во всех клетках организма, а этот набор возникает еще у зиготы в момент оплодотворения в результате объединения хромосомных наборов сперматозоида и яйцеклетки.

В частности, у человека в каждой клетке тела, кроме 22 пар обычных хромосом — так называемых аутосом, присутствует еще особая 23-я пара — половые хромосомы. Обе аутосомы каждой пары и у женского, и у мужского организма одинаковы по величине и форме, а также очень близки по наследственным свойствам (хотя по всем этим признакам всегда отличаются от аутосом из других пар). Половые же

хромосомы одинаковы только в клетках женского организма (две X-хромосомы), тогда как в клетках мужского организма присутствует только одна X-хромосома. Вместо второй X-хромосомы здесь имеется меньшая по величине и обладающая иной формой и непохожими наследственными свойствами Y-хромосома.

При мейозе (редукционном делении) каждая яйцеклетка получает одну X-хромосому (из двух, имевшихся в ооците). Сперматозоид же может получить от сперматоцита либо X-хромосому, либо Y-хромосому. Таким образом, при оогенезе возникает лишь один сорт яйцеклеток (X), при сперматогенезе же — два сорта сперматозоидов (X и Y). При оплодотворении шансы встречи яйцеклетки с любым из этих сортов спермиев приблизительно равны, почему соотношение полов у большинства животных приблизительно соответствует 1:1. Однако у многих млекопитающих рождается несколько больше особей мужского пола (у человека отношение рождений девочек к рождениям мальчиков равно 100:106). По-видимому, какие-то условия в женском организме благоприятствуют преимущественному оплодотворению яйцеклетки сперматозоидами с Y-хромосомой (подробнее об этом см. в гл. VIII). По-видимому, это связано с большей чувствительностью организмов мужского пола к повреждающим воздействиям и более частой гибелью их уже на зародышевых стадиях развития, а отчасти и в постнатальной жизни.

При нарушении нормального расхождения половых хромосом по дочерним клеткам при мейозе возникают гаметы с необычным хромосомным составом, например яйцеклетки с двумя X-хромосомами или без X-хромосомы, сперматозоиды одновременно с X- и Y-хромосомами или совсем без половых хромосом. При оплодотворении такие гаметы дают аномальную зиготу, причем число возможных сочетаний половых хромосом довольно велико (XXX, XXU, XO, YO и др.). Все особи, развивающиеся из таких аномальных гамет, страдают теми или иными заболеваниями и пороками развития (некоторые сочетания вообще несовместимы с жизнью и развитием). Например, наличие трех X-хромосом в зиготе и всех ее потомках — тканевых клетках организма ведет к появлению синдрома Шерешевского — Тернера (женщины, страдающие бесплодием и умственной отсталостью) и т. д.

Индивидуальное развитие организма (онтогенез) при половом способе размножения, свойственном подавляющему большинству животных и человеку, начинается с момента оплодотворения (зачатия) и кончается смертью организма. Различают: 1) эмбриональный, или зародышевый, период индивидуального развития, протекающий либо (у яйцекладущих животных) под покровом яйцевых оболочек и заканчивающийся вылуплением из этих оболочек, либо (у живородящих животных и человека) внутри материнского организма и завершающийся моментом рождения, и 2) постэмбриональный, или послезародышевый (также постнатальный, послеродовой), период, начинающийся с момента рождения (или вылупления) и кончающийся старостью и смертью. Таким образом, эмбрионом, или зародышем, называется организм, развивающийся под покровом яйцевых оболочек или внутри материнского организма.

Постэмбриональное развитие бывает либо прямым, либо с метаморфозом. В случае прямого развития зародыш успевает уже в яйцевых оболочках или внутри материнского организма развиться настолько, что по своей организации мало отличается от взрослого животного: основные отличия от взрослого сводятся в этом случае к меньшим размерам, иным пропорциям частей тела, отсутствию половой зрелости и к неполной дифференцированности органов и тканей. Все дальнейшее развитие сводится в основном к росту тела (причем рост разных его частей может быть неравномерным), половому созреванию и к завершению дифференцировки тканей и органов.

В случае развития с метаморфозом зародыш к концу эмбрионального периода развития становится не дефинитивной (окончательной) формой организма, а личинкой, которая приспособлена к иным условиям и к иному способу существования, чем дефинитивная форма (достаточно сравнить гусеницу и бабочку, головастика и лягушку). Личинка обычно, хотя и не у всех животных, организована проще дефинитивной формы, у нее нет целого ряда дефинитивных органов, характерных для взрослого организма. Например, у гусеницы нет крыльев и хоботка, у головастика — парных конечностей и легких. Зато личинка нередко имеет особые личиночные, провизорные (временные) органы, не свойственные взрослому животному того же вида (челюсти гусеницы, хвост и жабры головастика). Следовательно, организация личинки существенно отличается от организации взрослого животного и для того, чтобы превратиться в дефинитивную форму, личинка должна претерпеть метаморфоз, т. е. превращение, во время которого исчезают провизорные, т. е. временные, органы и ткани и взамен них появляются новые — дефинитивные, т. е. окончательные.

Различные провизорные органы свойственны не только личинкам, но и зародышам многих животных во время их развития в яйцевых оболочках или в организме матери; провизорные органы являются вы-

раженнем приспособления зародышей и личинок к их особым условиям существования, отличным от условий существования взрослых организмов.

Личинка, как и зародыш, не является дефинитивным, сформированным организмом. Но она отличается от зародыша тем, что развивается не под покровом яйцевых оболочек и не внутри материнского организма, а свободно во внешней среде, и потому может активно добывать себе пищу. Личинка представляет собой как бы очень рано родившегося (или вылупившегося из яйца) зародыша, приспособившегося к активному существованию во внешней среде. Поэтому для образования личинки требуется, как правило, меньше запасного питательного материала в яйцевой клетке, чем для образования дефинитивной формы у организмов с прямым развитием.

В связи с этим у яйцекладущих животных, если они имеют развитие с метаморфозом и проходят стадию мелких, просто организованных личинок, яйцеклетки в процессе своего развития в яичнике снабжаются небольшим количеством питательного материала, каковым является желток, и потому имеют более или менее мелкие размеры (рис. 7, А). Так как зернышки желтка при этом распределяются в цитоплазме яйцеклетки почти равномерно, то яйцеклетки такого типа называются *изолецитальными*, или *гомолецитальными* (*iso-* или *homo-* значит по-гречески «равно-», «одиородно-»; *lecithos* — «желток»). Таковы яйцеклетки губок, кишечнополостных, иглокожих, большинства червей, моллюсков (кроме головоногих), оболочников, бесчерепных (ланцетник).

У яйцекладущих животных, имеющих более крупных и сложнее организованных личинок, для формирования личинки требуется наличие в яйце значительно большего запасного питательного материала. Яйца таких животных гораздо богаче желтком, так что количество желтка (желточных зерен) в цитоплазме яйцеклетки может превышать объем самой цитоплазмы. При этом в одних случаях желток сосредоточен таким образом, что количество его нарастает от одного полюса яйца (ближе к которому располагается ядро) к другому. Полюс, ближе к которому располагается ядро и на котором отделились редуционные тельца, называется *анимальным*, противоположный — *вегетативным*.

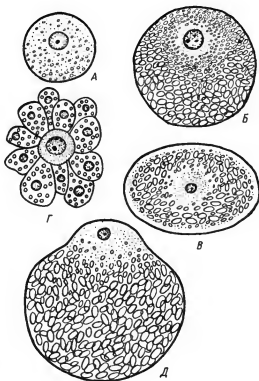


Рис. 7. Типы яйцевых клеток.

А — изолецитальная яйцеклетка ланцетника; Б — телеolecитальная яйцеклетка лягушки; В — центролецитальная яйцеклетка насекомого; Г — алецитальная яйцеклетка плоского червя, окруженная желточными клетками; Д — резко телеolecитальная яйцеклетка костистой рыбы.

Так обстоит, например, в яйце миноги, осетровых рыб, амфибий (лягушка и др.). Яйцеклетки такого типа называются телолецитальными (*telos* — конец, *lecythos* — желток; в том смысле, что желток сконцентрирован ближе к одному из полюсов яйца — см. рис. 7, Б). В других случаях, например у насекомых, желток занимает центральную массу яйца, а цитоплазма окружает его тонким слоем по всей поверхности. Такие яйца называются центрolecитальными (см. рис. 7, В).

У яйцекладущих животных с прямым развитием, поскольку в яйцевых оболочках за время эмбрионального развития образуется не личинка, а значительно более сложно устроенная дефинитивная форма, требующая значительно большего количества питательного материала для своего формирования, яйцеклетка особенно богата желтком, имеет крупные размеры и резко выраженную неравномерность в распределении желтка (телолецитальность). Таковы яйцеклетки акуловых и костистых рыб, рептилий и птиц, яйцекладущих млекопитающих, головоногих моллюсков (см. рис. 7, Д).

С переходом животных к живорождению, к развитию зародыша внутри материнского организма и за счет доставляемых им питательных веществ (живородящие млекопитающие), яйцеклетки в филогенезе утрачивают желток и становятся мелкими (вторично изолецитальные яйца).

В процессе эмбрионального развития из оплодотворенной яйцеклетки возникает многоклеточный организм с различными органами и тканями. Следовательно, в основе эмбрионального развития должны лежать процессы: 1) размножения клеток, 2) специализации клеток и образуемых ими тканей в разных направлениях (дифференцировка, или дифференциация), 3) роста и 4) перемещения отдельных клеток и клеточных масс, что приводит к формированию зачатков органов.

В соответствии с тем, какие из этих процессов преобладают, эмбриональное развитие делится на ряд периодов, границы между которыми нерезки. Первым периодом следует считать кратковременный период, протекающий с момента оплодотворения и образования зиготы до начала дробления. В течение этого периода зародыш сохраняет одноклеточное строение, но в нем происходят сложные процессы перестройки (дифференцировки), в значительной мере определяющие характер последующих процессов развития. Например, появляются разнородные участки цитоплазмы, соответствующие материалу возникающих в дальнейшем эмбриональных зачатков, определяется билатеральная симметрия зародыша и т. д. Этот период эмбрионального развития может быть назван периодом одноклеточного зародыша, или зиготы.

В течение второго периода — дробления — преобладающим является процесс размножения клеток, в результате которого одноклеточный зародыш — зигота — становится многоклеточным. Дробление всегда происходит путем митоза. От митотического размножения тканевых клеток оно отличается тем, что получающиеся в результате его клетки в промежутках между делениями не успевают вырасти, а потому с каждым следующим делением делаются все мельче; увеличивается только их количество, зародыш же в целом не растет (отсюда и термин — «дробление»). Кроме того, получающиеся при дроблении клетки мало дифференцированы и сравнительно однородны (т. е. в сравнении с разнообразием тканевых клеток дифференцированного организма). Все эти особенности послужили основанием для обоз-

начения их особым термином — **бластомеры** (от *blastos* — зародыш, *meros* — часть).

Характер дробления различен у животных различных типов (рис. 8). Он зависит от многих факторов, в том числе от количества желтка в яйце. Желток, будучи необходимым для развития зародыша питательным резервом, в то же время является своего рода пассивным балластом, задерживающим деление клеток (зиготы, бластомеров). Чем больше в цитоплазме желточных включений, тем медленнее делится эта часть цитоплазмы. При определенной степени перегрузки цитоплазмы желтком деление становится вообще невозможным.

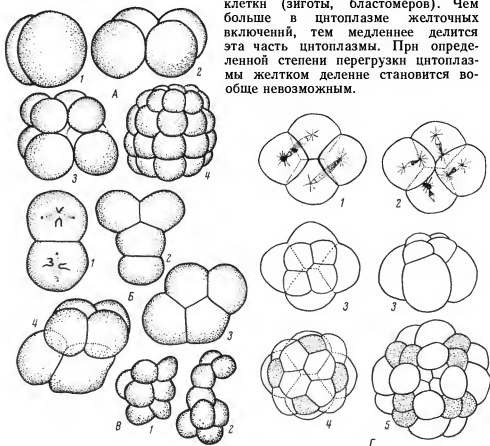


Рис. 8. Типы дробления.

А — радиальное дробление (ланцетник); Б — билатеральное дробление (аскарида); В — неупорядоченное дробление (сосальщики); Г — спиральное дробление (моллюск *Trochus*). Цифрами обозначена последовательность стадий дробления.

Вот почему изolecитальные яйца с равномерно распределенным в цитоплазме желтком беспрепятственно и быстро делятся целком на бластомеры приблизительно одинаковой величины (полное равномерное дробление). Телolecитальные яйца, не слишком перегруженные желтком, тоже делятся целком, т. е. совершают полное дробление, но в анимальной части яйца, где желтка в цитоплазме меньше, дробление идет быстрее и получаются более многочисленные и более мелкие клетки, а в вегетативной части, где желтка значительно больше, зерна его крупнее и расположены гуще, дробление отстает, получаются более крупные, но менее многочисленные бластомеры. Это — полное неравномерное дробление.

Все яйца, претерпевающие полное дробление, независимо от того, являются ли они гололецитальными или телолецитальными, называются голобластическими (от греч. *holos* — целый, *blastos* — зародыш); имеется в виду, что такие яйца целиком расходятся на образование зародыша. Говорят также о голобластическом типе дробления и развития.

В яйцах, сильно перегруженных желтком (резко телолецитальных, а также в центролецитальных), дробятся только те части цитоплазмы, которые более или менее свободны от желточных включений. Перегруженный желтком части вовсе не дробятся (неполное, или частичное, дробление). В зависимости от распределения желтка и свободной от него цитоплазмы неполное дробление может быть дискоидальным (в резко телолецитальных яйцах, где свободен от желтка лишь небольшой диск цитоплазмы в области анимального полюса, содержащий ядро) либо поверхностным (в центролецитальных яйцах, где дробится весь поверхностный слой цитоплазмы).

Все яйца, претерпевающие частичное дробление, как телолецитальные, т. е. с дискоидальным дроблением, так и центролецитальные, т. е. с поверхностным дроблением, называются меробластическими (от греч. *meros* — часть). Подразумевается, что лишь из части такого яйца формируется зародыш, а остальная, большая часть представляет постепенно расходуемый питательный материал.

Но характер дробления зависит не только от количества желтка, а также и от ряда других факторов, в частности от характерных для каждого типа животных особенностей цитоплазмы, формы яйцеклетки и т. д. Так, дробление может быть радиальным (у кишечнополостных, позвоночных), спиральным (у кольчатых червей и моллюсков), билатерально-симметричным (у круглых червей, например аскариды), неправильным и т. д.

Не останавливаясь на характеристике тех типов дробления, которые не встречаются у наиболее близких к человеку животных — позвоночных, рассмотрим некоторые закономерности радиального типа дробления.

✓ Зигота делится на бластомеры в определенной правильной последовательности. Первое деление происходит в плоскости, проходящей через оба полюса яйца — анимальный и вегетативный и через один из меридианов (меридианальная плоскость). Таким образом шаровидная зигота разделяется на два полушаровидных бластомера. У животных, обладающих яйцами с малым количеством желтка и с достаточно жидкой, мало вязкой цитоплазмой, эти полушаровидные бластомеры несколько округляются, становясь почти шаровидными (ланцетник), у других животных, с телолецитальными яйцами, это округление не так заметно (амфибии).

Вторая борозда дробления проходит тоже в плоскости меридиана, но перпендикулярно к первой борозде. Получаются четыре бластомера, группирующихся вокруг анимально-вегетативной оси яйца по принципу радиальной симметрии.

Следующая, третья, борозда дробления проходит перпендикулярно первым двум либо в плоскости экватора яйца, если желтка очень мало и расположен он равномерно, либо в одной из широтных плоскостей ближе к анимальному полюсу, причем тем ближе к нему, чем больше желтка в яйце. Получаются в зависимости от этого либо восемь одинаковых по размерам клеток, либо четыре анимальных более мелких и четыре вегетативных более крупных бластомера.

Далее все эти восемь клеток одновременно делятся на шестнадцать путем возникновения сразу двух плоскостей дробления, которые прохо-

дят меридианально в промежутках между первыми двумя. Группировка этих шестнадцати клеток имеет еще более ясно выраженный радиальный характер (восьмилучевая симметрия). Следующие две плоскости дробления, также возникающие одновременно, — широтные. Они разделяют 8 анимальных и 8 вегетативных бластомеров пополам таким образом, что получается уже не 2, а 4 ряда (или этажа) бластомеров, считая в направлении от анимального полюса к вегетативному. И далее опять правильно чередуются меридианальные и широтные плоскости дробления. Нередко говорят не о плоскостях, а о бороздах дробления, так как при взгляде на зародыш с поверхности, разумеется, плоскости целиком не видны, а видны только их поверхностные части, или проекции, имеющие вид борозд.

Чем же объясняется такое правильное чередование борозд дробления? Оказывается, направление плоскостей дробления зависит от ряда условий. Во-первых, плоскость деления клеточного тела (цитоплазмы) при митозе всегда перпендикулярна оси веретена митотической фигуры. Во-вторых, само веретено митотической фигуры всегда ложится в направлении наибольшей протяженности свободной (от желточных и иных включений) цитоплазмы. Если проанализировать, как в силу этих закономерностей (именуемых правилами Гертвига) должны ложиться после каждого очередного деления веретена митотических фигур следующих делений, то окажется, что плоскости последовательных делений дробления должны проходить именно так, как только что описано, путем чередования меридианальных и широтных борозд.

В результате такого полного дробления образуется сначала кучка клеток, напоминающая по форме ягоду малины или тутовую ягоду и потому называемая морулой (лат. *Morus* — тутовое дерево), а затем шаровидный зародыш, называемый бластулой. Стенка бластулы, состоящая из одного или нескольких слоев клеток, называется бластодермой.

Если даже бластодерма состоит из нескольких клеточных слоев или рядов, они плотно сомкнуты друг с другом, образуя единый пласт. Таким образом, бластула — это однослойный зародыш.

Чаще всего бластула имеет полость, именуемую бластоцелем (греч. *blastos* — зародыш, *koilon* — полость), которая образуется вследствие того, что с каждым следующим делением бластомеры все более расступаются, между ними скапливается жидкость — продукт их жизнедеятельности. Эта полость вначале может быть соединена с окружающей средой посредством промежутков между бластомерами, так как после каждого деления образовавшиеся более мелкие бластомеры округляются, соприкасаясь друг с другом весьма небольшими поверхностями и оставляя между собой промежутки. В конце концов бластомеры плотно смыкаются друг с другом, становясь из шаровидных призматическими с куполообразно закругленными верхушками, обращенными наружу. Поэтому бластоцель делается со всех сторон замкнутым и более не имеет непосредственного сообщения с внешней средой. Таким образом, ранняя «бластомерная» бластула превращается в позднюю, условно называемую «эпителиальной», поскольку клетки бластодермы на этой стадии расположены чаще всего наподобие однослойного призматического эпителия. Следует, однако, помнить, что эпителий представляет собой дифференцированную ткань, клетки которой специализированы на выполнении тех или иных частных функций, тогда как клетки бластодермы являются малодифференцированными эмбриональными клетками, лишенными признаков тканевой специализации.

В зависимости от типа дробления получаются различные типы бластул (рис. 9). Только что рассмотренная форма бластулы называется целобластулой. В результате дискоидального дробления получается дискобластула и т. д. Подробнее различные типы бластул будут рассмотрены при конкретном описании развития представителей различных классов позвоночных.

Третьим этапом эмбрионального развития является процесс гастрюляции. Общая сущность этого процесса у всех многоклеточных животных состоит в том, что однослойный зародыш — бластула, представленный только одним клеточным пластом — бластодермой, тем или иным путем превращается в двуслойный, а у позвоночных затем и в трехслойный зародыш — гастрюлу, состоящую из наружного

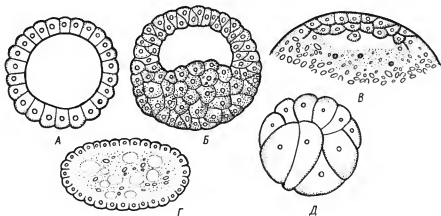


Рис. 9. Типы бластул.

А — равномерная целобластула (ланцетник); Б — неравномерная целобластула (лягушка); В — дискобластула (скат); Г — перибластула (насекомое); Д — стеробластула (кишечнополостные).

зародышевого пласта (или листка) — эктодермы и внутреннего зародышевого пласта (или листка) — энтодермы. У позвоночных уже в ходе гастрюляции возникает и третий, средний зародышевый листок — мезодерма.

Зародышевыми листками, или пластами, называются первичные слои клеток, отделенные друг от друга обычно вполне отчетливой щелью, на которые тем или иным способом подразделяется тело зародыша (однородная вначале бластодерма) в процессе гастрюляции. Появление зародышевых листков — первый существенный этап дифференциации клеточного материала зародыша.

Гастрюляция может совершаться различными способами (рис. 10). Наиболее типичные из них: 1) иммиграция, которая состоит в том, что часть клеток бластодермы, выселяясь из нее, уходит в бластоцель и там складывается во второй, внутренний зародышевый листок — энтодерму; клетки, оставшиеся на месте, образуют эктодерму. Этот способ распространен у губок и кишечнополостных. По И. И. Мечникову, он является первичным, наиболее древним способом гастрюляции; 2) инвагинация (впячивание одного полушария бластулы — вегетативного в другое — анимальное; впячивающаяся часть становится внутренним зародышевым листком); такой способ распространен у иглокожих и низших хордовых; 3) эпиболия (нарастание анимальной части бластулы на вегетативную и, таким образом, переход последней во

внутреннее положение); 4) д е л а м и н а ц и я (расслоение, расщепление единого пласта — бластодермы на два — наружный и внутренний); такой способ обособления энтодермы наблюдается у многих беспозвоночных, например у некоторых членистоногих, и у высших позвоночных. У некоторых животных гастрюляция может осуществляться комбинацией двух или более различных способов, например инвагинации и эпиболии у амфибий.

При инвагинационной гастрюляции в результате впячивания вегетативной части бластулы возникает новая полость — гастрощель, или полость первичной кишки. Отверстие, ведущее в эту полость, называется первичным ртом, или бластопором. Полость бластулы — гастрощель, или первичная полость тела, в результате впячивания сохраняется лишь в виде узкой щели между наружным и внутренним зародышевыми листками.

Бластопор, или первичный рот, через который первичная кишка сообщается с наружной средой, имеет у разных животных различную судьбу. Чаще всего он зарастает, а позже у одних животных на его месте образуется (прорывается) ротовое, у других — анальное, или заднепроходное, отверстие. Реже бластопор непосредственно превращается в ротовое (либо, у других животных, в анальное) отверстие. Те животные, у зародышей которых бластопор соответствует окончательному рту (превращается в него или заменяется им), называются первичноротыми (Protostomia). Сюда относятся черви, моллюски и членистоногие. Те животные, у которых бластопор соответствует анальному отверстию (превращается в него либо заменяется им), тогда как окончательный рот образуется вторично на противоположном конце зародыша, называются вторичноротыми (Deuterostomia). К ним относятся типы иглокожих и хордовых.

В ходе эволюции содержание процесса гастрюляции усложнилось. У хордовых не менее существенным результатом, достигаемым к концу гастрюляции, является возникновение характерного для этого типа животных осевого комплекса зачатков (рис. 11).

Осевым комплексом зачатков называется совокупность зачатков нервной системы, осевого скелета и мускулатуры, характерным образом расположенная на дорсальной стороне тела у зародышей хордовых: зачаток осевого скелета (хорды) находится непосредственно под зачатком нервной системы, а парные зачатки мускулатуры (мезодерма) — латерально (по бокам) от хорды.

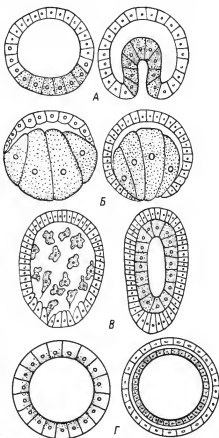


Рис. 10. Способы гастрюляции (по З. С. Кашнельсону, 1940).

А — инвагинация; Б — эпиболия; В — иммиграция; Г — деляминация.

Кроме того, в результате этого усложнения процесса гастрюляции зародыши позвоночных к концу гастрюляции становятся не двуслойными, а трехслойными: кроме эктодермы и энтодермы, у них в ходе гастрюляции обособляется еще и третий зародышевый листок — мезодерма, который у животных других типов (от червей до членистоногих), а также у низших хордовых (оболочники, бесчерепные) обособляется позже, после завершения гастрюляции¹.

Зародышевые листки — эктодерма, мезодерма и энтодерма — несколько отличаются друг от друга, кроме своего положения (наружный, средний, внутренний), также по величине, форме и взаиморасположению их клеток, по количеству желточных включений в клетках и, главное, по направлению их дальнейшего развития. Каждый зародышевый листок впоследствии дает начало определенным (при

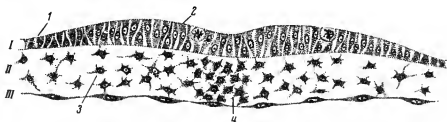


Рис. 11. Поперечный разрез зародыша позвоночного в конце второй фазы гастрюляции (три зародышевых листка и осевой комплекс зачатков) (ориг.)
I — эктодерма (1 — кожная эктодерма; 2 — нервная пластинка); II — мезодерма (3 — мезодерма; 4 — хордальная пластинка); III — энтодерма.

определенных, в частности, нормальных условиях развития) зачаткам и развивающимся из них тканям. В пределах каждого зародышевого листка, вначале имеющего довольно однородный клеточный состав, намечаются разнородные участки, которые начинают отличаться по морфологическим и функциональным особенностям своих клеток, обособляются анатомически и становятся зачатками определенных органов и тканей. Таким образом, вслед за гастрюляцией и обособлением зародышевых листков следует четвертый период — обособления основных зачатков органов и тканей. Эти зачатки затем в течение пятого периода эмбрионального развития дифференцируются в анатомическом и гистологическом отношении. Зачатки превращаются в органы и ткани (период органогенеза и гистогенеза). Их клетки приобретают специфическую тканевую дифференцировку, т. е. специализируются на выполнении определенных частных функций и приобретают определенные специфические структуры (специальные органонды), либо вырабатывают различные межклеточные

¹ А. А. Заварзин в своем «Кратком руководстве по эмбриологии» определял гастрюляцию как продолжение дифференцировки и как расстановку зачатков по их окончательным местам. Первый признак нельзя признать специфичным для гастрюляции, так как дифференцировка идет и до гастрюляции, еще в зиготе и во время дробления, и после гастрюляции (органогенез, гистогенез). Дифференцировка составляет качественную основу всего процесса развития, поэтому нет никаких оснований вводить ее в определение сущности гастрюляции. Что касается «расстановки зачатков по их окончательным местам», то такое определение предполагает существование зачатков до гастрюляции, тогда как на деле они возникают лишь в ходе гастрюляции и после нее. Например, нервная пластинка в бластуле еще не детерминирована; она детерминруется лишь в ходе гастрюляции.

вещества (например, в соединительных и скелетных тканях у позвоночных) и т. п.

Зародышевые листки, таким образом, являются тем общим, мало-дифференцированным материалом, из которого у всех многоклеточных животных при нормальных условиях развития новообразуются одни и те же производные — эмбриональные зачатки определенных органов и тканей (рис. 12). Наружный зародышевый листок — эктодерма — у зародышей всех животных дает начало кожному эпителию (эпидермису) и нервной системе. В частности, у хордовых животных нервная система развивается из участка эктодермы, расположенного дорсально

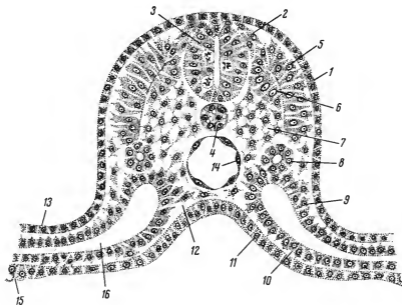


Рис. 12. Схема органогенеза и гистогенеза у зародыша высшего позвоночного (названия тканевых производных поставлены в скобках после названия соответствующего зачатка) (ориг.).

1 — кожная эктодерма (эпидермис); 2 — ганглиозная пластинка (чувствительные и вегетативные нейроны, периферическая нейроглия, хроматофоры); 3 — нервная трубка (нейроны, нейроглия); 4 — хорда; 5 — дерматом (соединительнотканная основа кожи); 6 — миотом (скелетно-мышечная ткань); 7 — склеротом (хрящевая и костная ткани); 8 — нефротом (почечный эпителий); 9 — париетальный листок спланхнотомы (мезотелий); 10 — висцеральный листок спланхнотомы (мезотелий, ткань сердечной мышцы); 11 — кишечный эпителий (кишечный эпителий); 12 — мезенхима (соединительная ткань, кровь, гладкомышечная ткань); 13 — внезародышевая эктодерма (эпителий амниона); 14 — эндотелий ворты; 15 — желточная эктодерма (эпителий желточного мешка); 16 — целом.

(на спинной стороне зародыша) по средней линии тела; этот участок эктодермы называется нервной пластинкой, или нейроэктодермой. Остальная эктодерма, образующая кожный эпителий, называется кожной эктодермой. Внутренний зародышевый листок — энтодерма — образует эпителий кишечной трубки и возникающие из него железы (печень и т. д.). Средний зародышевый листок — мезодерма — дает наибольшее количество разнообразных производных. Из нее образуются мускулатура, эпителий брюшинной и плевральной полостей (мезотелий), эпителий почек и т. д. Часть мезодермы, разрыхляясь, превращается в мезенхиму, клетки которой, сетевидно соединяясь друг с другом своими цитоплазматическими отростками, запол-

няют промежутки между зародышевыми листками. Мезенхима является зачатком соединительной ткани, крови, скелетных тканей — хрящевой, костной. У позвоночных часть клеток мезенхимы происходит не из мезодермы, а из нейроэктодермы.

Параллельно с дифференцировкой (или дифференциацией) зародыша, т. е. возникновением из сравнительно однородного вначале клеточного материала зародышевых листков все более разнородных зачатков органов и тканей, развивается и усиливается интеграция, т. е. объединение частей в одно гармонично развивающееся целое. Разумеется, зародыш целостен с самого начала, но степень интегрированности его частей на разных стадиях различна и в общем возрастает в ходе развития. В основе интеграции лежит взаимодействие частей зародыша, которое становится в ходе развития все более совершенным и тесным. Вначале это взаимодействие осуществляется примитивными способами, главным образом путем взаимных химических (биохимических) воздействий клеток; позднее интегрирующую функцию берут на себя нервная и подчиненная ей эндокринная система. В силу целостности зародыша его части находятся друг с другом в сложных коррелятивных взаимоотношениях, так что ни одна часть не может измениться без того, чтобы это не повлияло на развитие других частей.

При изменении условий развития (например, при изменении химического состава среды у животных, развивающихся в воде, или при отделении части зародыша, его повреждении и т. д.) ход развития отдельных частей может измениться. Тогда тот или иной зародышевый листок может дать начало не тем органам и тканям, которые развиваются из него при обычных условиях. Следовательно, условия развития детерминируют (определяют) направление развития в сторону образования тех или иных структур. Понятие детерминации является одним из основных понятий эмбриологии. Под детерминацией разумеют определение, закрепление того или иного пути развития зачатка органа или ткани в направлении образования определенных структур в результате определенных воздействий условий развития. Детерминирующими факторами могут быть как свойства окружающей среды — ее химизм, температура и т. д., так и взаимодействие между частями (клетками, зачатками) самого зародыша.

Однако и факторы внешней среды, и взаимодействия между частями зародыша могут изменять направление развития тех или иных частей его только в рамках, определяемых наследственными особенностями данного организма. Следовательно, и наследственность (генотип) выступает как важнейший внутренний детерминирующий фактор. Все три группы факторов (наследственность, взаимодействие частей, воздействия внешней среды) теснейшим образом переплетаются друг с другом.

Выяснение внешних и внутренних факторов — причин и условий, детерминирующих процессы развития организма, его органов и тканей, и овладение этими факторами в интересах разнообразных областей человеческой практики являются главной задачей и конечной целью эмбриологии.

Глава III

ХАРАКТЕРИСТИКА ОСНОВНЫХ ЭТАПОВ ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ ХОРДОВЫХ НА ПРИМЕРЕ ЛАНЦЕТНИКА

Позвоночные представляют собой высший из подтипов типа хордовых животных. Позвоночные произошли от бесчерепных. Современным представителем подтипа бесчерепных является ланцетник (рис. 13). Разумеется, предками позвоночных являются не современные, а вымершие формы бесчерепных. Однако ланцетник и по своему строению,

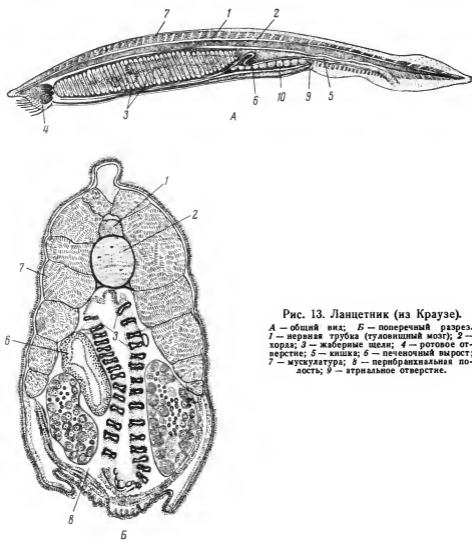


Рис. 13. Ланцетник (из Краузе).

А — общий вид; Б — поперечный разрез.
1 — нервная трубка (головный мозг); 2 — хорда; 3 — жаберные щели; 4 — ротовое отверстие; 5 — кишка; 6 — печеночный вырост; 7 — мускулатура; 8 — перибранхиальная полость; 9 — атриальное отверстие.

и по способу эмбрионального развития, вероятно, весьма близок к вымершим бесчерепным — предкам позвоночных. Ланцетник обладает многими признаками специализации, приспособления к своеобразному существованию в песке морского дна, благодаря чему, возможно, он и

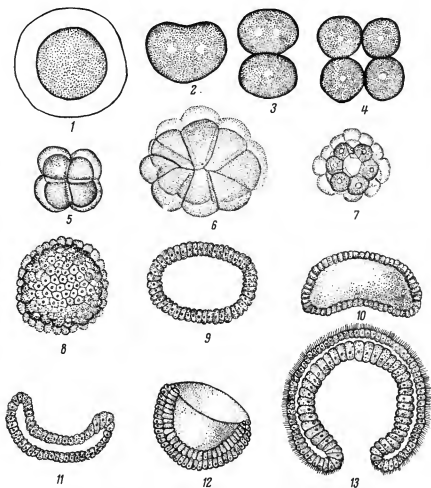


Рис. 14. Ранние стадии развития ланцетника (по А. О. Ковалевскому).

1 — отложенное яйцо (яйцеклетка окружена далеко отстоящей оболочкой); 2 — фигура первого деления дробления (светлые пятна — ядра); 3 — стадия двух бластомеров; 4 — стадия четырех бластомеров; 5 — стадия восьми бластомеров; 6 — стадия 16 бластомеров; 7 — стадия 64 бластомеров; 8 — бластула, наружный вид; 9 — бластула в разрезе; 10 — начало гаструляции, наружный вид; 11 — ранняя гаструла в разрезе; 12 — гаструла, наружный вид; 13 — сформированная гаструла в разрезе.

смог сохраниться до нашего времени, как бы устранившись от конкуренции с гораздо более высоко организованными позвоночными. Но наряду с этим в строении и развитии ланцетника сохранилось много древних, примитивных черт. Эмбриональное развитие ланцетника представляет как бы простейшую исходную схему, путем постепенного усложнения которой в ходе эволюции возникли более сложные процессы эмбрионального развития позвоночных и человека. Вот почему следует начать изучение эмбриологии с рассмотрения развития ланцетника.

Самки ланцетника выметывают яйца прямо в воду, сюда же самцы выпускают сперматозоиды. Оплодотворение наружное, происходит в воде. В воде же протекает и все дальнейшее развитие, причем уже через 4—5 дней из яйцевой оболочки, разрывая ее, вылупляется микроскопически мелкая личинка, которая переходит к самостоятельному питанию микроорганизмами и различными органическими частицами. Первое время личинка плавает, благодаря мерцанию ресничек кожного эпителия, затем оседает на дно, растет и совершает постепенный метаморфоз, сопровождаемый усложнением организации.

Поскольку личинка ланцетника в момент ее вылупления из яйца имеет очень простое строение и микроскопические размеры, для ее образования в яйце не требуется большого количества питательного материала. Вот почему яйца ланцетника очень бедны желтком и микроскопически малы (яйца изолецитального типа). Диаметр шаровидной, полупрозрачной яйцеклетки не превышает 100—120 μ ; она едва заметна простым глазом. Желточные зернышки мелкие и распределены в цитоплазме почти равномерно; правда, они все же несколько крупнее и многочисленнее в одной из половин яйца, которая в силу этого обращена книзу, когда яйцеклетка свободно взвешена в воде. Это полушарие называется вегетативным. Обращенное вверх полушарие носит название анимального¹. Соответственно различают также анимальный и вегетативный полюсы. В области анимального полюса при созревании яйцеклетки происходит отделение редукционных (полярных) телец. Ядро в оплодотворенной яйцеклетке находится не в самом центре, а несколько ближе к анимальному полюсу, в силу не совсем равномерного распределения желтка (ядро всегда располагается в наиболее свободной от желточных включений части клетки).

Малым количеством желтка в яйце объясняется тот факт, что дробление и гастрουλация у ланцетника идут чрезвычайно просто, схематично, неосложненно. Дробление полное, почти равномерное, радиального типа, в результате его образуется типичная целобластула. Гаструлация происходит путем простой инвагинации (впячивания) вегетативного полушария бластулы в анимальное. Морская вода представляет собой максимально благоприятную среду для развития. Ее

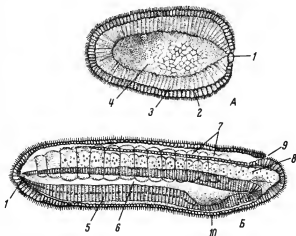


Рис. 15. Зародыши ланцетника (по А. О. Ковалевскому).

А — 12 ч развития (зародыш двуслоен); Б — 14 ч развития. 1 — бластопор; 2 — наружный зародышевый листок; 3 — внутренний зародышевый листок; 4 — полость первичной кишки; 5 — кишечный эпителий; 6 — полость кишки; 7 — мезодермальные сегменты; 8 — хорда; 9 — нейропор; 10 — эпидермис.

¹ Вегетативный — в буквальном переводе с латинского означает «растительный». Как показывает изучение дальнейшего развития, из вегетативной части яйца развиваются органы «растительной жизни», в частности пищеварительная система. Анимальный — означает «животный». Из названной так части яйца развиваются органы «животной жизни», в первую очередь нервная система.

солевой состав близок к солевому составу протоплазмы. В воде зародыш достаточно снабжен кислородом, гарантирован от высыхания, а в силу своих микроскопических размеров и свободной взвешенности в воде достаточно защищен также и от механических воздействий. Поэтому он не нуждается в каких-либо специальных приспособлениях к питанию, дыханию, защите и т. п. Развитие зародыша ланцетника не осложнено образованием каких-либо провизорных органов, зародышевых оболочек и т. д., как это имеет место у большинства позвоночных. Яйцо покрыто лишь очень тонкой, прозрачной яйцевой оболочкой, которую личинка легко разрывает при вылуплении.

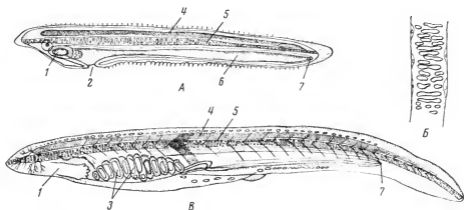


Рис. 16. Личинки ланцетника, формирующиеся в яйце (по А. О. Ковалевскому). А — личинка с одной жаберной щелью; Б — участок хорды той же личинки; В — личинка с 12 жаберными щелями. 1 — ротовое отверстие; 2 — первая жаберная щель (временно находится на брюшной стороне); 3 — жаберные щели; 4 — нервная трубка; 5 — хорда; 6 — полость кишки, выстланная мерцательным эпителием; 7 — анальное отверстие.

Первым, кто проследил и описал развитие ланцетника, был великий русский эмбриолог Александр Онуфриевич Ковалевский. В своей знаменитой магистерской диссертации «История развития *Amphioxus lanceolatus*» (1865) А. О. Ковалевский с большой точностью изобразил все стадии развития ланцетника от оплодотворенной яйцеклетки до сформированного животного (рис. 14, 15, 16), причем впервые в истории эмбриологии открыл такие явления, как инвагинационную гастрюляцию, энтероцельное образование мезодермы (см. ниже) и т. д. Позднее наблюдения А. О. Ковалевского были дополнены другими исследователями.

Созревание яйцеклетки происходит в воде. Первое редукционное тельце отделяется на анимальном полюсе ооцита еще до оплодотворения. Оно смывается водой и погибает. Второе же редукционное тельце отделяется уже после проникновения сперматозоида. У ланцетника моноспермное оплодотворение, т. е. в яйцеклетку проникает только один сперматозоид. Немедленно после его проникновения вокруг яйцеклетки образуется желточная оболочка, которая препятствует проникновению в яйцо других, избыточных спермиев. Когда, вслед за этим, происходит отделение второго редукционного тельца, последнее оказывается поэтому лежащим между желточной оболочкой и яйцеклеткой. Его местонахождение на анимальном полюсе помогает ориентироваться в дальнейших процессах развития зародыша, так как анимальный полюс яйца приблизительно соответствует будущему переднему концу тела личинки.

ДРОБЛЕНИЕ

Дробление у ланцетника полное равномерное (рис. 17, 18). Оплодотворенная яйцеклетка (зигота) целиком дробится на эмбриональные клетки — бластомеры: сначала на 2, затем на 4, 8, 16, 32 и так далее в правильной геометрической прогрессии. Бластомеры при

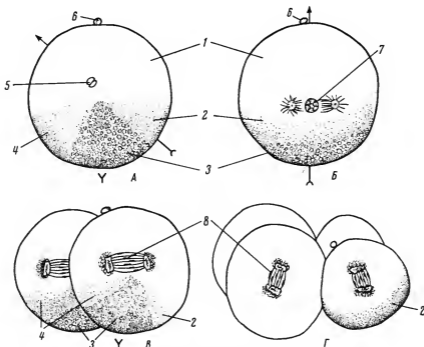


Рис. 17. Зигота и первые стадии дробления у ланцетника (по Конклину, схематизировано А. П. Быстровым; из А. А. Заварзина).

А — зигота, вид справа (стрелка обозначает будущую передне-заднюю ось зародыша); Б — зигота с вентральной стороны (т. е. со стороны проникновения сперматозоида); В — стадия двух бластомеров, вид справа; Г — стадия четырех бластомеров, вид справа. 1 — анимальное полушарие; 2 — вентральная область, богатая желточными включениями; 3 — вентральная область, богатая желточными включениями; 4 — дорсальный сер; 5 — сливающиеся проузелки; 6 — редукционное (полярное) тельце; 7 — синкарион; 8 — веретена митотических делений бластомеров.

этом получаются почти одинаковой величины, анимальные лишь несколько мельче вегетативных. Первая плоскость (или борозда) дробления, разделяющая зиготу на два бластомера, проходит через анимальный и вегетативный полюсы по меридиану (меридианальная борозда). Она разделяет шаровидное яйцо на две совершенно симметричные половины, но бластомеры не сохраняют формы полушарий, а сразу округляются, становясь почти шаровидными и имея друг с другом весьма малую площадь соприкосновения. Поэтому и на этой, и на следующих стадиях бластомеры легко отделить друг от друга простым встряхиванием того сосуда с водой, в котором происходит прослеживаемое нами развитие яиц ланцетника. При этом каждый из первых двух бластомеров может дать начало самостоятельному нормальному зародышу вдвое меньших, чем обычно, размеров (явление регуляции, см. главу X).

Вторая плоскость (борозда) дробления тоже меридианальная, но перпендикулярна первой. Получаются 4 бластомера, сгруппированные

друг с другом внешне (если отвлечься от местных особенностей структуры цитоплазмы, о которых будет сказано позже) по принципу четырехлучевой симметрии. Ось симметрии соединяет анимальный и вегетативный полюсы.

Третья борозда дробления — широтная, проходит несколько выше экватора и сразу разделяет четыре бластомера на восемь клеток, из которых четыре анимальные несколько мельче четырех вегетативных.

Далее правильно чередуются меридианальные и широтные борозды, причем, естественно, при разделении восьми бластомеров на 16

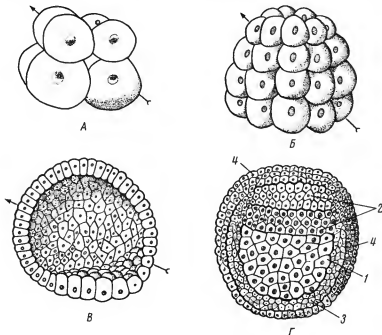


Рис. 18. Дробление и образование бластулы у ланцетника (по Конклину, схематизировано А. П. Быстровым; из А. А. Заварзина). А — стадия 8 бластомеров, вид справа; Б — стадия 32 бластомеров; В — бластула в оптическом разрезе; Г — бластула, вид со стороны вегетативного полюса. 1 — вегетативная область крупных, более богатых желтком бластомеров; 2 — дорсальный серп; 3 — вентральный серп; 4 — анимальная область.

возникают две меридианальные борозды (симметрия при этом становится восьмилучевой), а при разделении 16 клеток на 32 — две широтные, далее проходят одновременно 4 меридианальные, затем 4 широтные и т. д. С появлением новых меридианальных борозд каждый раз удваивается число лучей симметрии, что и характерно для радиального типа дробления.

По мере увеличения количества бластомеров они все больше расходятся от центра зародыша, оставляя посредине все большую полость. В конце концов зародыш принимает форму типичной целобластулы — пузырька со стенкой, образованной одним слоем клеток — бластодермой, и с полостью, заполненной жидкостью, — бластоцелом. Размножение клеток в бластуле продолжается, так что если к моменту достижения стадии бластулы в составе зародыша насчитывается 128 клеток, то вскоре затем их становится более тысячи. Клетки бласту-

лы, вначале округлые и потому не плотно сомкнутые, затем приобретают форму призм с куполообразно закругленными верхушками, обращенными наружу, и плотно смыкаются друг с другом. Блестодерма приобретает вид, напоминающий однослойный призматический эпителий. Поэтому такую позднюю бластулу, в противоположность ранней (бластомерной) бластуле, называют «эпителиальной» (см. стр. 39). Внутренняя полость зародыша (бластоцель), вначале сообщающаяся с внешней средой через посредство промежутков между бластомерами, становится в результате их плотного смыкания совершенно изолированной от непосредственного сообщения с внешней средой. Деление клеток, первоначально строго синхронное, постепенно становится все более асинхронным, вследствие чего все более нарушается правильная геометрическая прогрессия возрастания числа бластомеров. Наиболее быстрые темпы клеточных делений и вследствие этого наименьшие размеры клеток наблюдаются в промежуточной между анимальными и вегетативными частями бластулы зоне. Наиболее медленные темпы делений имеют место в вегетативной части бластулы, поэтому здесь клетки, содержащие большое количество желточных зерен, остаются наиболее крупными. Стадия поздней (мелкоклеточной, «эпителиальной») бластулы завершает период дробления. К концу этого периода размеры клеток достигают минимума, тогда как общая живая масса зародыша не увеличивается по сравнению с массой оплодотворенной яйцеклетки. Объем зародыша несколько увеличивается главным образом за счет жидкости, скапливающейся в бластоцеле.

ГАСТРУЛЯЦИЯ

Период дробления постепенно переходит в период гаструляции. У ланцетника гаструляция происходит путем инвагинации, т. е. впячивания вегетативной половины бластулы в анимальную (рис. 19). Это впячивание происходит постепенно, начиная с вегетативного полюса, и кончается тем, что все вегетативное полушарие бластулы вплоть до области экватора уходит внутрь и становится внутренним зародышевым листком (первичной энтодермой) зародыша. Анимальное полушарие становится наружным зародышевым листком (первичной эктодермой). Зародыш приобретает, таким образом, вид двуслойной чаши с широко зияющим отверстием, ведущим в полость, образовавшуюся в результате впячивания. Это отверстие получило название первичного рта, или бластопора (*blastos* — зародыш, *rogos* — отверстие). Полость, в которую ведет бластопор и которая, как сказано, является результатом впячивания, называется гастроцелем, или полостью первичного кишечника. Что касается полости бластулы, или бластоцеля, то в результате впячивания эта полость низводится до узкой щели между наружным и внутренним зародышевыми листками. Дольше всего ее остатки сохраняются по краям бластопора.

Зародыш на описанной стадии носит название гаструлы (*gaster* по-гречески «желудок»; имеется в виду, что зародыш на этой стадии снабжен зачатком пищеварительной системы в виде первичной кишки). На начальных этапах впячивания говорят о ранней гаструле, с завершением впячивания — о средней и поздней гаструле.

Что касается факторов, обуславливающих инвагинацию, то одним из них, возможно, является разница темпов деления клеток в краевой зоне и в вегетативной части бластулы (см. выше). Но инвагинация,

по-видимому, есть прежде всего процесс активного перемещения клеточного материала.

Первичный кишечник, или архэнтерон, представленный в гастреле ланцетника внутренним зародышевым листком, окружающим полость гастролы, является зачатком не только пищеварительной систе-

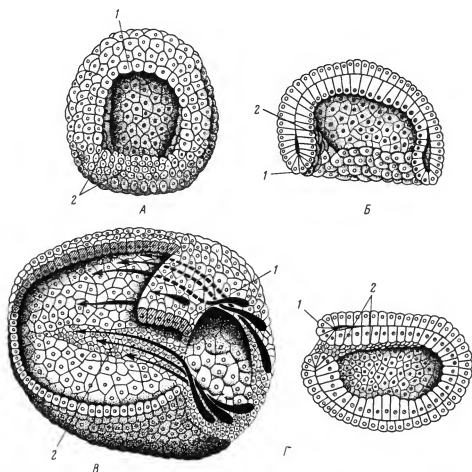


Рис. 19. Гастрология у ланцетника (по Конклин, схематизировано А. П. Быстрым; из А. А. Заварзина).

А — ранняя гастрולה, вид со стороны бластопора (т. е. со стороны впячивающегося вегетативного полушария); Б — ранняя гастрולה в медиальном сагиттальном оптическом разрезе; В — модель гастролы (схематизирована по данным Конклина А. П. Быстрым) с частично удаленным наружным зародышевым листком; стрелки показывают направление перемещений зачаткового материала; Г — поздняя гастрולה в оптическом медиальном сагиттальном разрезе. 1 — дорсальная губа бластопора; 2 — мелкоклеточный материал вентрального сердца, перемещающийся в ходе гастрологии внутрь и на дорсальную сторону.

мы, но и многих других органов и тканей личинки. Иначе говоря, он не соответствует окончательному (вторичному) кишечнику, а является зачатком со значительно более широким значением, как это будет видно из дальнейшего хода развития. Тем самым и полость первичного кишечника не соответствует полости окончательной, вторичной кишки, хотя последняя и возникает за ее счет.

Бластула, как и яйцеклетка, плавают анимальным полюсом вверх, а вегетативным — книзу, в силу большего удельного веса вегетативного

полушария, несколько сильнее загруженного желточными включениями. В результате инвагинации центр тяжести зародыша перемещается, и гастрюла переворачивается кверху бластопором.

Далее происходят параллельно два процесса: concentрическое смыкание краев бластопора и удлинение зародыша.

У ланцетника, который, как и позвоночные, является представителем вторичноротых, бластопор соответствует не ротовому, а заднепро-

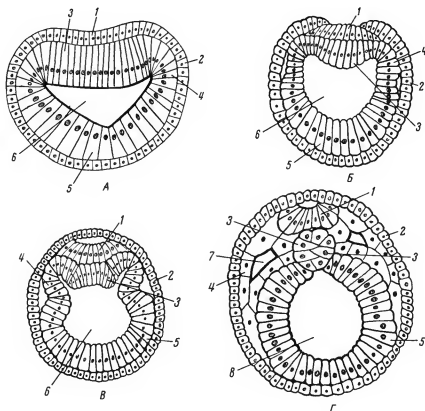


Рис. 20. Поперечные срезы зародышей ланцетника (по Конклинну и Гатчеку, схематизировано А. П. Быстровым, из А. А. Заварзина).

А — поздняя гастрюла; Б — начало погружения нервной пластинки под кожную эктодерму; В — превращение нервной пластинки, погружившейся под кожную эктодерму, в нервный желобок и начало обособления мезодермальных карманов от первичной кишки; Г — обособление замкнутых целомиических мешков, замыкание энтодермы в кишечную трубку и формирование хордального тяжа. 1 — нервная пластинка (А, Б) и образующийся из нее нервный желобок (В, Г); 2 — кожная эктодерма; 3 — хордальная пластинка (А, Б, В) и формирующийся из нее хордальный тяж (Г); 4 — материал бывшего вентрального зернистого серпа в составе первичной кишки (А, Б) и его обособление в виде мезодермальных карманов (В) и замкнутых целомиических мешков (Г); 5 — клеточный материал, образовавшийся из вегетативной части яйца и бластулы и вошедший в состав дна первичной кишки (А, Б, В) и образующий энтодермальную кишечную трубку (Г); 6 — полость первичной кишки (гастрюла); 7 — вторичная полость тела (целом); 8 — полость кишечной трубки.

ходному отверстию. Следовательно, он обозначает задний конец зародыша, тогда как анимальный (а в результате впячивания и бывший вегетативный) полюс приблизительно совпадает с передним концом зародыша. Следовательно, на стадии максимально широкого бластопора зародыш очень короток, но широк. В результате смыкания краев бластопора и вытягивания тела в передне-заднем направлении зародыш

становится более удлинненным, но, разумеется, за счет уменьшения поперечника, так как общая масса всех составляющих его клеток не может увеличиваться до тех пор, пока развитие продолжает идти под покровом яйцевых оболочек и зародыш может использовать для своего роста только свои внутренние резервы (внутриклеточные желточные включения).

По мере удлинения зародыша (поздняя гастрולה) его тело перестает быть правильно цилиндрическим. Одна из сторон оказывается уплощенной. Эта сторона в ходе дальнейшего развития становится спинной стороной зародыша. Противоположная, сильно выпуклая сторона, соответственно, является брюшной (рис. 20, А). Теперь оказывается возможным определить и боковые поверхности тела, а так как передний и задний концы известны, то можно и указать, какая из боковых поверхностей тела является правой, а какая — левой. Иначе говоря, в гастрולה отчетливо внешне выступает билатеральная симметрия, характерная для большинства типов животных, в том числе для хордовых. Следовательно, первоначальная внешняя радиальная симметрия яйца и бластулы замещается в ходе гастрюляции билатеральной подобно тому, как и в филогенезе радиальная (лучевая) симметрия кишечнополостных сменяется билатеральной (двусторонней) симметрией вышестоящих форм (за исключением иглокожих, сохранивших или выработавших вторично радиальную симметрию).

Края бластопора называются его губами. В связи с определением плоскости симметрии, спинной и спинной стороны тела оказывается возможным различать дорсальную, вентральную и боковые губы бластопора. Точно так же в первичном кишечнике различают дорсальную, уплощенную часть — крышу и вентральную часть — дно.

Таким образом, введением итогом гастрюляции у личинки является превращение однослойного зародыша в двуслойного, возникновение и затем концентрическое замыкание бластопора, возникновение полости первичного кишечника (гастроцеля) и вытеснение первичной полости тела (бластоцеля).

ОБОСОБЛЕНИЕ ЭМБРИОНАЛЬНЫХ ЗАЧАТКОВ. СЕКМЕНТАЦИЯ. ФОРМИРОВАНИЕ ЛИЧИНКИ

За периодом гастрюляции следует период обособления основных зачатков органов и тканей.

На уплощенной спинной стороне зародыша медиальные (т. е. ближайшие к средней линии, к плоскости билатеральной симметрии) участки наружного зародышевого листка по всей длине зародыша несколько утолщаются; клетки этих участков становятся более высокими (см. рис. 20, А). Так как из этого утолщенного дорсального участка эктодермы впоследствии развивается нервная система, он получил название нервной пластинки (или нейроэктодермы). Вся остальная, не утолщенная часть эктодермы (латеральные и вентральные ее части) в дальнейшем образует кожный эпителий (эпидермис) и потому носит название кожной эктодермы (см. рис. 20, 2).

Нервная пластинка прогибается по средней линии, превращаясь в нервный желобок. Кожная эктодерма начинает нарастать на края нервного желобка. Поэтому нервный зачаток погружается под кожную эктодерму (см. рис. 20, Б, В). Правый и левый края нервного желобка срастаются друг с другом, в результате чего желобок превращается в трубку. Кожная эктодерма срастается над нервной трубкой, которая

некоторое время сохраняет сообщение с внешней средой только на самом переднем и самом заднем концах с помощью двух отверстий (передний и задний нейропоры).

Нервная трубка является зачатком всей нервной системы. Таким образом, в ходе и в результате ее погружения и отшнуровывания от кожной эктодермы в составе наружного зародышевого листка анатомически обособляются два зачатка — зачаток кожного эпителия и зачаток нервной системы.

Крыша первичного кишечника образована более мелкими клетками, дно — более крупными и более богатыми желтком. Эти более крупные клетки дна происходят от наиболее вегетативных, т. е. сравнительно более богатых желтком, клеток бластулы. Латеральные части крыши, состоящие из особенно мелких клеток, начинают обособляться в виде карманообразных выпячиваний первичного кишечника (см. рис. 20, В, 4). Эти карманообразные выпячивания затем, путем срастания их дорсального и вентрального краев, отшнуровываются от остальных частей стенки первичного кишечника — от медиальной части крыши и от дна. Они представляют собой зачаток среднего зародышевого листка — мезодермы (см. рис. 20, Г, 4). Замкнутая полость, которую они заключают и которая отшнуровалась от полости первичного кишечника, представляет вторичную полость тела, или целом (см. рис. 20, Г, 7). Такой способ образования мезодермы (путем обособления от стенки первичного кишечника) и целома (путем отшнуровывания от полости первичного кишечника) носит название энтероцельного. Он впервые был описан А. О. Ковалевским именно у ланцетника, а также у некоторых морских беспозвоночных.

Медиальная часть крыши первичной кишки, оставшаяся после обособления ее латеральных частей в виде мезодермальных карманов, свертывается в трубку, а затем в плотный, лишенный полости цилиндрический тяж — зачаток спинной струны, или хорды (см. рис. 20, В, Г, 3). Дно первичной кишки, лишившись крыши и имея вследствие этого вид желоба, представляет собой соответственно кишечную энтодерму. Края этого энтодермального желоба, справа и слева сближаясь между собой, смыкаются и срастаются. В результате желоб становится трубкой (см. рис. 20, Г, 5) — зачатком вторичной, или окончательной, кишки (строго говоря — кишечного эпителия).

Мезодермальные мешки, разрастаясь, вырастают справа и слева в промежутки между кожной эктодермой и энтодермальной кишечной трубкой. Правый и левый мезодермальные мешки, достигнув средней линии на вентральной стороне под кишечной трубкой, срастаются, перегородка между правым и левым целомами прорывается и целомическая полость делается единой, непарной.

Параллельно с этим процессом происходит сегментация и дифференцировка мезодермы. Сегментация заключается в том, что правый и левый мезодермальные карманы, имеющие, соответственно удлинённой форме тела зародыша, вид продолговатых трубок, еще до полного их отделения от первичного кишечника начинают подразделяться на ряд последовательно друг за другом расположенных сегментов (рис. 21, Б, 4). При этом первая и вторая пары мезодермальных сегментов возникают в форме самостоятельных карманообразных выпячиваний; все же остальные (начиная с третьего) возникают в виде единого парного желобообразного выпячивания первичной кишки, которое лишь затем постепенно, в направлении спереди назад подразделяется на все большее количество сегментов. Таким образом, на известной стадии личинка ланцетника имеет три первичных сегмента,

чем напоминает древнюю трехсегментную личиночную форму предков всех вторичноротых животных — диплеврулу, ныне сохранившуюся в развитии иглокожих и кишечнодышащих. Все остальные сегменты, возникающие за счет подразделения третьего сегмента, имеют исторически позднее происхождение. Согласно терминологии П. П. Иванова (см. стр. 258—259), первые два сегмента, которые так и остаются соответствующими первым двум сегментам диплеврулы, являются ларвальными (от *larva* — личинка); сегменты, возникающие позд-

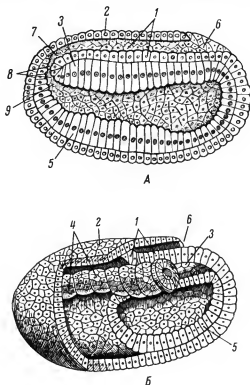


Рис. 21. Зародыш ланцетника с нервнок кишечным каналом и сегментальной мезодермы (по Конклинну, схематизировано А. П. Быстровым; из А. А. Заварзина).

А — оптический медиальный сагиттальный разрез; Б — пластическая реконструкция (по рисункам Конклинна выполнена А. П. Быстровым) с частично удаленными эктодермой и энтодермой. 1 — нервный желобок; 2 — кожная эктодерма; 3 — хордальный тяж; 4 — мезодермальные сегменты; 5 — кишечная энтодерма; 6 — передний нейропор; 7 — задний нейропор, уже прикрытый наростшей над ним эктодермой; 8 — нервно-кишечный канал; 9 — blastopore, уже прикрытый наростшими над ним эктодермой и мезодермой.

нее путем подразделения третьего сегмента, — постларвальными (post — после).

Дифференцировка мезодермы заключается в том, что мезодермальные мешки подразделяются на всем протяжении тела на дорсальные участки — сомиты, которые затем лишаются полости и становятся плотными, и вентральные — спланхнотомы, сохраняющие полость. Сомиты у ланцетника представляют собой главным образом зачатки метамерной туловищной мускулатуры. Спланхнотомы сохраняют полость (вторичную полость тела, целом) и образуют выступающий ее целомический эпителий (мезотелий). Вначале метамерные, они затем сливаются друг с другом, так что целомическая полость становится единой для всех сегментов тела.

Более подробно дифференцировка мезодермы будет рассмотрена на примере позвоночных и человека, так как ее развитие у ланцетника характеризуется рядом частных особенностей, не имеющих значения для понимания развития вышестоящих форм.

На заднем конце тела зародыша кожная эктодерма нарастает на задний нейропор и на сильно сужившийся blastopore и прикрывает оба

эти отверстия. Под сросшейся над ними кожей эктодермой невропор и бластопор оказываются соединенными друг с другом как бы каналом (см. рис. 21, А, 7, 8, 9). А так как невропор ведет в полость нервной трубки, а бластопор — в полость кишки, то эти две полости оказываются в сообщении друг с другом, почему упомянутый канал получил название нервно-кишечного. Нервно-кишечный канал был впервые описан у ланцетника и рыб А. О. Ковалевским. Позже оказалось, что образование этого канала имеет место и у других позвоночных и у человека. Канал этот существует недолго и зарастает. На заднем конце зародыша образуется плотный вырост из малодифференцированных клеток — хвостовая почка, представляющая собой зачаток хвоста.

На переднем конце тела слепо замкнутая энтодермальная кишечная трубка прилегает к коже эктодерме. В этом месте эктодерма и передний конец кишечной трубки истончаются, прорываются, и так образуется ротовое отверстие. Таким же способом у основания хвостовой почки происходит прорыв анального отверстия. По бокам головного отдела тела тем же способом прорываются одна за другой жаберные щели, которые, как и ротовое отверстие, сообщают полость передней кишки с внешней средой. Кожный эпителий зародыша, покрываясь ресничками, становится мерцательным, и зародыш совершает под покровом яйцевой оболочки энергичные вращательные движения. Он теперь снабжен всем необходимым для ведения самостоятельной жизни во внешней среде, вскоре прорывает тонкую яйцевую оболочку, выходит наружу и становится личинкой.

У личинки продолжается увеличение числа сегментов тела, увеличение числа пар жаберных щелей, образуется перикардальная полость (путем нарастания над жаберными щелями двух — правой и левой — кожных складок и срастания их друг с другом), формируется плавник; мерцательный эпителий кожного покрова сменяется кутикулярным и т. д. На этих процессах метаморфоза нет необходимости останавливаться, так как они не относятся к числу характерных для всего типа хордовых и, в частности, сильно отличаются от того, что имеет место у позвоночных.

ПОНЯТИЕ О ПРЕЗУМТИВНОМ МАТЕРИАЛЕ ЗАЧАТКОВ

В сравнительно недавнее время ранние этапы развития ланцетника были подвергнуты тщательному цитологическому анализу Конклином (1932), который внес важные дополнения в существовавшие ранее представления. Конклин установил, что многие процессы, которые при обычном, более поверхностном подходе становятся явными на довольно поздних стадиях развития (например, анатомическое обособление тех или иных зачатков), подготавливаются и цитологически намечаются значительно раньше. Рассмотрим важнейшие результаты его наблюдений (см. рис. 17—22) ¹.

До оплодотворения поверхностный слой цитоплазмы яйцеклетки ланцетника свободен от желточных включений и заполнен большим ко-

¹ Рис. 17—21, заимствованные из «Краткого руководства по эмбриологии человека и позвоночных животных» А. А. Заварзина, представляют собой упрощенные (из методических соображений) схемы, составленные по рисункам Конклина. Некоторые характерные особенности зародышей ланцетника (грушевидная форма бластулы, треугольные очертания бластопора и т. д.) на этих схемах не отражены. Поэтому на рис. 22 приводится ряд более точно воспроизведенных рисунков Конклина из «Лекций по общей биологии» З. С. Кацельсона (Л., 1941).

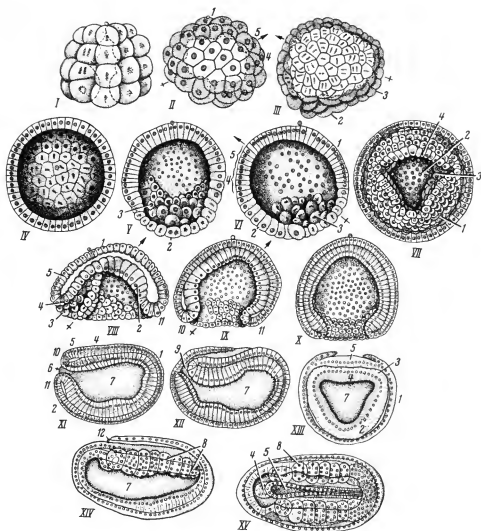


Рис. 22. Обзор основных этапов эмбрионального развития ланцетника от дробления до сегментации мезодермы, рисунки с тотальных препаратов (по Конклину, из З. С. Кацнельсона).

I — стадия 32 бластомеров ($2\frac{1}{2}$ ч после оплодотворения), ядра митотически делятся (6-е деление дробления); II — стадия 64 бластомеров ($3\frac{1}{2}$ ч), левая сторона; III — 8-е деление дробления, более 128 бластомеров (4 ч), правая сторона; IV — экваториальный оптический разрез бластулы (5 ч), видна внутренняя сторона вегетативного полушария бластулы; V — оптический разрез той же бластулы, видна внутренняя сторона вентральной половины бластулы (разрез перпендикулярно передне-задней оси); VI — оптический разрез той же бластулы, видна внутренняя сторона правой половины (разрез в медуллярной сагиттальной плоскости); VII — начало гаструляции ($7\frac{1}{2}$ ч), вид с вегетативного полюса, треугольный бластопор; VIII — оптический разрез гаструлы ($7\frac{1}{2}$ – $8\frac{1}{2}$ ч) в медуллярной сагиттальной плоскости, левая половина; IX — оптический разрез поздней гаструлы (11 ч, тот же разрез; X — оптический разрез поздней гаструлы (12–13 ч); разрез в фронтальной плоскости, дорсальная часть; XI — продольный оптический разрез зародыша (14–16 ч) в медуллярной сагиттальной плоскости, видна внутренняя сторона левой половины зародыша; XII — продольный оптический разрез (15 ч) в той же плоскости, невральная пластинка опускается вглубь, образуется нервно-кишечный канал; XIII — поперечный оптический разрез зародыша (16 ч); XIV — продольный оптический разрез зародыша (16 ч) в парасагиттальной плоскости, обособление сомитов; XV — фронтальный оптический разрез зародыша (18 ч), вид с дорсальной стороны. I — вктодерма; 2 — энтодерма; 3 — мезодерма; 4 — хорда; 5 — нервная пластинка; 6 — бластопор; 7 — первичный кишечник; 8 — сомиты; 9 — нервно-кишечный канал; 10 — дорсальная губа бластопора; 11 — вентральная губа бластопора; 12 — нейропор. Стрелкой обозначена передне-задняя ось зародыша.

личеством мелких зернистых хондриосом. Сперматозоид проникает в яйцеклетку в одной из точек ниже экватора, т. е. в вегетативном полушарии яйца. Разумеется, эта точка может прйтись на любой из меридианов яйцеклетки, но тот меридиан, на котором произошло проникновение сперматозоида, определяет плоскость билатеральной симметрии зародыша. К месту проникновения сперматозоида стягивается поверхностная мелкозернистая (богатая митохондриями) цитоплазма яйца; до этого она располагалась равномерно по всей поверхности яйцеклетки, теперь принимает вид серпа. Наиболее широкий участок этого зернистого серпа (полумесяца) совпадает с местом проникновения сперматозоида и, следовательно, через него проходит плоскость билатеральной симметрии. Как выясняется из дальнейшего хода развития, та сторона яйцеклетки, где проник сперматозоид и где образовался зернистый серп, становится вентральной стороной тела зародыша. Тем самым противоположная сторона определяется как дорсальная. А так как еще до оплодотворения, в процессе развития ооцита в яичнике и при отделении первого редукционного тельца, определяется передне-задняя ось зародыша, то при возникновении зернистого серпа одновременно с детерминацией вентральной и дорсальной сторон тела определяются также правая и левая стороны.

Следовательно, билатеральная симметрия, которая анатомически выявляется лишь на стадии поздней гастреры, с уплощением спинной стороны тела и возникновением нервной пластинки, в сущности, возникает значительно раньше, а именно сразу же после оплодотворения, в зиготе, еще до начала дробления.

На дорсальной стороне оплодотворенного яйца, как зеркальное отображение вентрального зернистого серпа, возникает другой, дорсальный серп. Вегетативнее обоих серпов цитоплазма делается грубозернистой, так как сюда спускается большинство желточных гранул. Все анимальное полушарие остается наиболее однородным, прозрачным и светлым.

Первая, меридианальная борозда дробления, проходя в плоскости билатеральной симметрии, разделяет оба серпа пополам, и таким образом материал всех наметившихся разнородных участков яйца распределяется поровну между двумя бластомерами — правым и левым. Вторая, также меридианальная, борозда дробления приводит к образованию четырех бластомеров — двух вентральных и двух дорсальных. К вентральным бластомерам отходит материал вентрального зернистого серпа, к дорсальным — дорсального. Следовательно, дорсальные и вентральные бластомеры неравноценны между собой по характеру цитоплазмы. Это сказывается на результатах развития в случае разделения бластомеров. Если на двухклеточной стадии встряхиванием отделить друг от друга правый и левый бластомеры, то каждый из них разовьется в целую личинку, хотя и вдвое меньших размеров против нормальных. Если же отделить друг от друга бластомеры на 4-клеточной стадии, то развиваются неполноценные, уродливые зародыши, с нехваткой тех или иных зачатков. Значит, наметившиеся в зиготе разнородные участки цитоплазмы соответствуют различным зачаткам зародыша; при дроблении цитоплазма этих участков зиготы распределяется между разными бластомерами и группами бластомеров, за счет которых возникают зачатки различных органов и тканей.

В ходе дробления не происходит перемещения разнородных участков цитоплазмы, а только их распределение между образующимися бластомерами. Поэтому в бластуле распределение разнородных групп бластомеров такое же, как распределение разнородных участков цито-

плазмы в зиготе. При рассматривании бластулы ланцетника со стороны вегетативного полюса бросается в глаза полукруглое поле, занятое наиболее крупными бластомерами дна бластулы, содержащими наибольшее количество желточных включений. Этот участок по своему выпуклому вентральному краю окаймлен узким серпом, состоящим из наиболее мелких клеток с мелкозернистой цитоплазмой. Этот серп образовался за счет мелкозернистого вентрального серпа цитоплазмы зиготы. Дорсальные крупноклеточного вегетативного поля располагаются клетки более широкого дорсального серпа, сравнительно более крупные. Все остальные клетки, занимающие анимальное полушарие и частично заходящие и на вегетативное, характеризуются сравнительно мелкими размерами и светлой цитоплазмой. Следует еще подчеркнуть, что границы между указанными участками не резкие, соседние участки постепенно переходят друг в друга.

В ходе гастрюляции прежде всего впячивается крупноклеточное вегетативное поле. Материал дорсального и вентрального серпов первое время (на стадии ранней гастрюлы) еще не погружается внутрь, а окаймляет бластопор, входя в состав его губ. Затем погружается внутрь материал вентрального полумесяца и ближайшая к вегетативному крупноклеточному полю половина дорсального полумесяца. Клетки вегетативного крупноклеточного поля входят в состав дна первичного кишечника и, следовательно, как это явствует из рассмотренного ранее (стр. 51, 55), становятся кишечной энтодермой зародыша. Ближайшая к вегетативному крупноклеточному полю бластулы половина дорсального полумесяца подворачивается через дорсальную губу бластопора и входит в состав крыши первичного кишечника. Ее клетки в соответствии с происходящим во второй половине гастрюляции удлинением зародыша вытягиваются вдоль средней линии тела, образуя в совокупности узкую пластинку в составе крыши первичного кишечника — хордальную пластинку, которая позже, после гастрюляции, обособляется в виде хордального тяжа, или спинной струны. Что касается мелкоклеточного вентрального полумесяца, то в первой половине гастрюляции его материал окаймляет вентральную и боковые губы бластопора. Во второй фазе гастрюляции заостренные концы вентрального серпа в силу происходящего концентрического смыкания краев бластопора подворачиваются внутрь через его боковые губы и вклиниваются в промежуток между кишечной энтодермой и хордальной пластинкой и растут вперед (т. е. в направлении переднего конца зародыша, противоположного бластопору), ложась по бокам хордальной пластинки в виде двух узких лентовидных тяжей. Позже клетки этих тяжей входят в состав мезодермальных выпячиваний первичного кишечника. Следовательно, материал вентрального серпа идет на образование мезодермы, причем в ходе гастрюляции он переходит из вентрального в дорсо-латеральное положение.

Оставшаяся снаружи, не подвернувшаяся через дорсальную губу бластопора часть дорсального серпа вследствие удлинения и одновременного сужения тела зародыша вытягивается в длину по средней линии спины и делается более узкой. Ее клетки становятся более высокопризматическими. Так возникает нервная пластинка, которая позже, по окончании гастрюляции, свертывается в нервную трубку¹.

Из всего сказанного вытекает, что хотя зачатки кишечной энтодермы, хорды, мезодермы и т. д. анатомически обособляются довольно

¹ Следовательно, дорсальный полумесяц по своему значению для дальнейшего развития эмбриональных зачатков может быть охарактеризован как нейрохордальный.

поздно, а именно в ходе гастрюляции и после нее, клеточный материал, идущий на образование этих зачатков, намечается значительно раньше, уже в ходе дробления и образования бластулы. Более того, цитоплазматический материал, распределяющийся позднее между клетками этих зачатков, намечается уже в зиготе.

Такие как бы предварительно намечающиеся участки цитоплазмы зиготы (или участки бластулы), служащие материалом, из которого позднее развиваются определенные зачатки органов и тканей, называются *презюмтивными участками*, или *презюмтивным материалом* (от латинского слова *praesumptio* — предположение, наметка). Можно говорить, например, о презюмтивной энтодерме, презюмтивной мезодерме, презюмтивной хордальной или нервной пластинке и т. д. в составе бластулы, хотя никакой энтодермы, мезодермы и т. п. в бластуле еще нет, так как стенка бластулы однослойна.

Сказанное не следует понимать в преформистском смысле, считая, что тем самым в бластуле и даже в зиготе преобразованы все зачатки органов и тканей. Речь идет лишь о материальном субстрате, который при наличии определенных условий развития идет на образование тех или иных зачатков. Сами презюмтивные участки новообразуются в силу определенных материальных причин. Например, образование зернистого вентрального полумесяца (презюмтивной мезодермы) и тем самым детерминация вентральной стороны (и всей билатеральной симметрии) определяются местом проникновения сперматозоида и взаимодействием проникшего сперматозоида с цитоплазмой яйцеклетки.

Глава IV

РАЗВИТИЕ НИЗШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ С ГОЛОБЛАСТИЧЕСКИМИ ЯЙЦАМИ (круглоротые, ганоядные рыбы, амфибии)

При возникновении позвоночных от их бесчерепных предков произошло значительное повышение общего уровня организации и в среднем значительное увеличение размеров тела животных. Развитие осталось, как и у бесчерепных, непрямым, но резко повысились уровень организации и размеры вылупляющейся из яйца личинки. Для построения тела такой более крупной и высокоорганизованной личинки необхо-

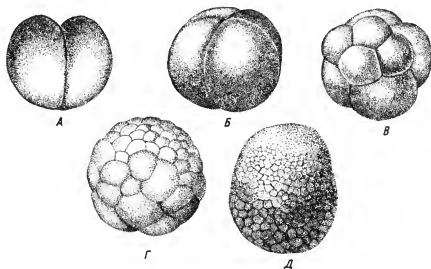


Рис. 23. Дробление яйца и бластула миноги (по П. П. Иванову).

А — стадия двух бластомеров; Б — стадия четырех бластомеров; В — стадия 8 бластомеров; Г — стадия 32 бластомеров; Д — бластула.

димо значительно большее, чем у бесчерепных (ланцетника), количество резервного питательного материала — желтка. Яйцеклетки из микроскопических стали макроскопическими образованиями, причем желточные гранулы стали распределяться в цитоплазме яйца менее равномерно: преимущественно в вегетативной части яйца (яйца телолещичного типа, от telos — конец, lecythos — желток). Это в свою очередь повлекло за собой изменение характера дробления. Вегетативная, более загруженная желточными включениями часть яйца стала дробиться в более медленном темпе, чем анимальная, и на более крупные blastomeres. Дробление хотя и осталось полным, но стало неравномерным.

Изменение характера дробления повлекло за собой изменение строения бластулы, что в свою очередь повлияло на процесс гастрюляции и т. д. Словом, эмбриональное развитие претерпело ряд изменений по сравнению с развитием бесчерепных предков.

Первыми позвоночными, происшедшими от вымерших бесчерепных предков, были бесчелюстные. Современными формами бесчелюстных являются представители класса круглоротых — миноги и миксины. Эти самые примитивные из ныне живущих позвоночных, по край-

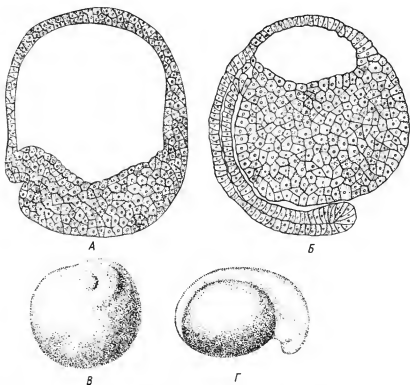


Рис. 24. Гастрюляция и формирование зародыша миноги (А, Б — по Гатта; В, Г — по П. П. Иванову).

А, Б — сагиттальные разрезы через равную (А) и заднюю (Б) гастрюлу; В — гастрюла, общий вид; Г — зародыш на стадии формирования головы.

ней мере миноги, сохранили тот же примитивный тип развития, какой был, по всей вероятности, свойствен первым позвоночным, появившимся на земле (рис. 23 и 24). Этот же тип развития (телолецитальные голобластические яйца, полное неравномерное дробление, не прямое развитие с личиночной стадией и метаморфозом) сохранился и у примитивных рыб, происшедших от вымерших бесчелюстных. Современными представителями рыб с таким примитивным типом развития являются гаюидные рыбы (хрящевые гаюиды — осетровые, костные гаюиды — амия), кистеперые и двоякодышащие рыбы (рис. 25 и 26).

Класс земноводных, или амфибий, происшедший от вымерших форм кистеперых рыб, унаследовал от своих рыбообразных пред-

ков этот же примитивный тип развития (с личиночной стадией и последующим метаморфозом). Лишь при возникновении первых высших позвоночных — рептилий, происшедших от вымерших панцирных амфибий — стегоцефалов, наступил переход от непрямого (личиночного) развития к прямому, соответственно резко увеличилось количество желтка

в яйце и произошла замена полиого дробления частичным, а именно дискоидальным.

Такая же замена непрямого развития прямым, полиого дробления дискоидальным имела место в группах акул и костистых рыб (см. следующую главу). Следовательно, по типу своего развития акуловые и костистые рыбы, как это на первый взгляд и странно, стоят в некоторых отношениях выше амфибий и приближаются к рептилиям и птицам. Однако следует иметь в виду, что акуловые и костистые рыбы не являются предками амфибий и высших позвоночных, а представляют боковые ветви эволюции. Если же рассматривать этапы филогенеза позвоночных, относящиеся к основной восходящей линии их развития, ведущей от бесчерепных и круглоротых к

млекопитающим и человеку, то мы имеем весьма естественную преемственность этих этапов: от бесчерепных — форм с бедными желтком изолецитальными яйцами и полным равномерным дроблением — произошли бесчелюстные, от них — примитивные рыбы (гаиноды, кистеперые), от кистеперых рыб — амфибии, и у всех этих групп позвоночных мы видим непрямо (личиночное) развитие, телолецитальные голобластические яйца и полное неравномерное дробление. Далее будет рассмотрен этот тип развития на примере амфибий (лягушка, тритон), так как эмбриология этих животных изучена наиболее полно современными методами, но следует помнить, что все сказанное об амфибиях в основном относится и к круглоротым, и к гаиноидным, кистеперым и двоякодышащим рыбам.

Развитие всех низших позвоночных с голобластическими яйцами происходит в воде. Оплодотворение у одних форм внутреннее

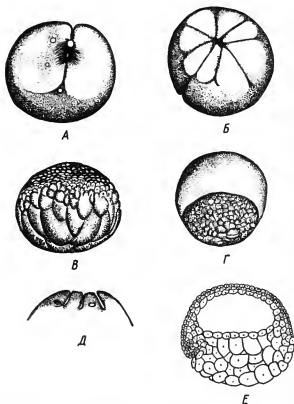


Рис. 25. Дробление яйца и образование бластулы у стерляди (А—Г— по В. В. Заленскому) и у севрюги (Д, Е— по О. Н. Дислер).

А — стадия двух бластомеров (2 ч 30 мин после осеменения); Б — стадия перехода от 8 к 16 бластомерам (3 ч 40 мин после осеменения); В — бластула (9 ч 30 мин после осеменения); Г — обрастание вегетативной половины клетками анимальной половины (20 ч после осеменения); Д — разрез через анимальную часть яйца на стадии 16 бластомеров; Е — разрез ранней гастролы.

полным равномерным дроблением — произошли бесчелюстные, от них — примитивные рыбы (гаиноды, кистеперые), от кистеперых рыб — амфибии, и у всех этих групп позвоночных мы видим непрямо (личиночное) развитие, телолецитальные голобластические яйца и полное неравномерное дробление. Далее будет рассмотрен этот тип развития на примере амфибий (лягушка, тритон), так как эмбриология этих животных изучена наиболее полно современными методами, но следует помнить, что все сказанное об амфибиях в основном относится и к круглоротым, и к гаиноидным, кистеперым и двоякодышащим рыбам.

Развитие всех низших позвоночных с голобластическими яйцами происходит в воде. Оплодотворение у одних форм внутреннее

(многие хвостатые амфибии — тритон и др.), у других — наружное (круглоротые, ганоиды, бесхвостые амфибии). В яйцеклетку проникает лишь один сперматозоид (моносpermное оплодотворение), после чего на поверхности яйцеклетки быстро образуется желточная оболочка, или «оболочка оплодотворения», препятствующая проникновению в оплодотворенную яйцеклетку избыточных сперматозоидов. Яйцеклетка (икринка) и развивающийся из нее зародыш чаще всего окружены студенистой оболочкой, которая в воде сильно набухает. У одних видов, например у тритона, икринки откладываются поодиночке и прикрепляются к водяным растениям, у других скреплены в виде цепочек или шнуров

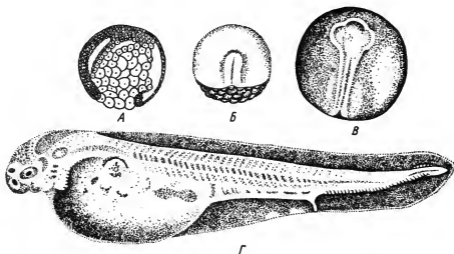


Рис. 26. Гастреляция, формирование зародыша и личинка осетровых (А, Б — стерлядь, по В. В. Заленскому; В, Г — севрюга, по О. Н. Дислер).

А — сагиттальный разрез гастрюлы; Б — внешний вид гастрюлы; В — зародыш на стадии 29 ч развития; Г — личинка.

(жаба), у третьих, склеиваясь оболочками, образуют общую объемистую студенистую массу (лягушка). Некоторые амфибии вначале вынашивают икринки в сумке, в ячейках кожи на спине и т. п.

Уже до оплодотворения икринка имеет отчетливо выраженную гетерополярную дифференцировку вследствие неравномерного распределения пигмента и желтка (рис. 27, А, Б). У обычной травяной лягушки большая анимальная часть яйца черно-бурого цвета благодаря наличию в поверхностном слое цитоплазмы черного пигмента — меланина. Это имеет значение для ускорения процесса развития зародыша. Этот вид лягушек распространен в северных широтах, где весна наступает поздно и икра откладывается в еще холодную воду. Скорость же развития в большой степени зависит от температуры. Следовательно, наличие черного пигментного слоя, поглощающего днем солнечные лучи, способствует большому прогреванию икринок и более раннему наступлению развития, несмотря на неблагоприятные температурные условия среды. Обращенная книзу, к дну водоема, вегетативная часть икринок, не освещаемая солнцем, не имеет пигмента и резко отличается своим желтовато-белым цветом, зависящим от беловатого цвета желтка в яйцах лягушки. Зеленая лягушка, живущая в более южных широтах, а в северных районах своего распространения откладывающая икру намного

позже травяной лягушки, имеет не черные, а светло-коричневые икринки. Граница между пигментированной и меньшей непигментированной областями икринки у лягушек очень резкая.

Желточные зерна в яйцах амфибий имеют форму овальных пластинок различной величины. В анимальной части яйца, содержащей ядро, желточных пластинок меньше и они мельче. Чем ближе к вегетативному полюсу, тем крупнее, многочисленнее и гуще расположены желточные пластинки.

Как выясняется из изучения дальнейшего хода развития, анимальный полюс приблизительно соответствует будущему переднему концу тела зародыша, вегетативный — заднему. Таким образом, в момент откладки икринки уже оказывается определившейся передне-задняя ось тела зародыша. Однако в это время еще не успевает определиться плоскость билатеральной симметрии, а тем самым неизвестно, какая сторона зародыша станет спинной, какая брюшной; какая — левой и какая — правой.

Сперматозоид проникает в икринку в одной из точек несколько ниже ее экватора. Область вокруг места проникновения, имеющая форму довольно широкого серпа с размытыми краями, расходящегося своими концами в стороны от точки проникновения сперм

ия, приобретает более бледный цвет по сравнению с анимальным полушарием икринки (у травяной лягушки — серый, у амфибий с более светлыми икринками — желтоватый). Это зависит от смешения в этом участке пигментированной и непигментированной цитоплазмы. Так как этот серый серп отмечает лишь одну из сторон икринки, которая, как видно из дальнейшего хода развития, оказывается дорсальной стороной будущего зародыша, то, начиная с момента появления серпа, икринка (зигота) приобретает признаки билатеральной симметрии (см. рис. 27, В, Г). Противоположная серому серпу сторона икринки соответствует будущей брюшной стороне зародыша. А так как еще до оплодотворения определились передний и задний концы тела, то тем самым с момента возникновения серого серпа определяются правая и левая стороны тела зародыша.

ДРОБЛЕНИЕ

Дробление оплодотворенного яйца у амфибий (рис. 28 и 29), как и у ланцетника, полное, т. е. все яйцо без остатка разделяется на бластомеры. При этом на ранних стадиях дробления увеличение числа

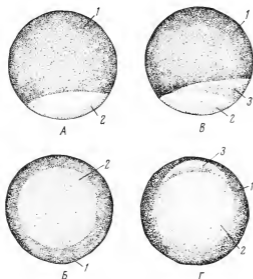


Рис. 27. Икринка травяной лягушки после оплодотворения (по Дженкинсону, из П. П. Иванова).

А, Б — икринка сразу же после оплодотворения, вид сбоку (А) и со стороны вегетативного полюса (Б); В, Г — икринка через 2 ч после оплодотворения, вид слева (В) и со стороны вегетативного полюса (Г). 1 — пигментированная анимальная область; 2 — непигментированная вегетативная область; 3 — серый серп.

бластомеров идет в той же последовательности чередования борозд и в такой же геометрической прогрессии, что и у ланцетника. Однако уже начиная с первых борозд дробления дает себя знать сильная загрузка вегетативной части яйца желточными включениями. Первые две борозды меридианальные, проходят перпендикулярно друг другу и разделяют яйцо сначала на 2, а затем на 4 одинаковые по размеру клетки. Но, в отличие от ланцетника, эти борозды не сразу врезаются в поверхность яйца по всему меридиану (одновременно на всем протяжении от анимального до вегетативного полюса), а распространяются постепенно

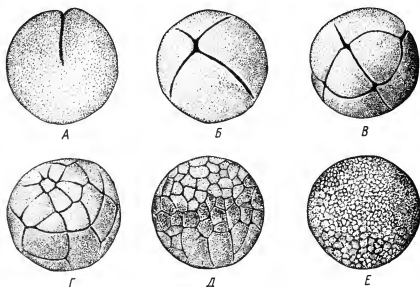


Рис. 28. Дробление яйца и бластула лягушки, вид снаружи (из П. П. Иванова).

А — неполная первая борозда дробления; Б — стадия 4 бластомеров; В — стадия 8 бластомеров; Г — стадия 32 бластомеров; Д — ранняя бластула; Е — более поздняя бластула.

от анимального полюса к вегетативному. Чем ближе к вегетативному полюсу, тем медленнее врезается борозда. Это замедление продвижения борозды хорошо видно в кинофильмах, заснятых центрифугным способом, т. е. с большими промежутками времени между кадрами, и демонстрируемых с обычной скоростью 24 кадра в секунду.

Третья борозда — широтная. Она проходит значительно выше экватора, т. е. сильно смещена в сторону анимального полюса. В этом сказывается влияние желточного балласта, загружающего большую вегетативную часть яйцеклетки. Следствием этого является резкая разница в размерах (и в количестве желточных включений) между четырьмя анимальными и четырьмя вегетативными бластомерами на 8-клеточной стадии. Четвертые, меридианальные борозды возникают одновременно в числе двух и сначала разделяют пополам каждый из четырех анимальных бластомеров, а затем четыре вегетативных. Следовательно, между стадиями 8 и 16 бластомеров вставлена весьма кратковременная 12-клеточная стадия.

Пятые, широтные борозды в числе двух делят 16 клеток на 32, причем верхняя возникает раньше нижней. Поэтому имеется некоторый

промежуток времени, когда анимальная восьмерка бластомеров уже разделилась на 16 клеток, а вегетативная восьмерка еще не разделена (стадия 24 бластомеров). Следовательно, уже после стадии 8 бластомеров намечается и далее все увеличивается отступление от правильной геометрической прогрессии увеличения числа клеток зародыша ($2:4:8:16:32$ и т. д.). После 64-клеточной стадии, несмотря на продолжающееся чередование меридианальных и широтных борозд, геометрическая прогрессия окончательно нарушается. В результате такого

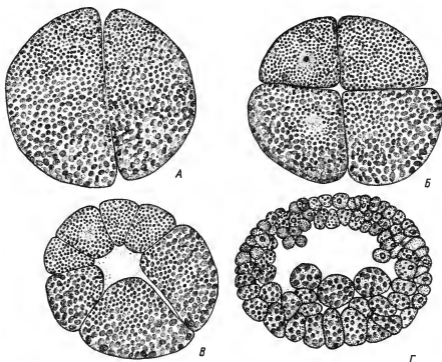


Рис. 29. Дробление яйца и бластула тритона в разрезе (ориг. рис. З. Д. Земцовой).

А — стадия 2 бластомеров; Б — стадия 4 бластомеров; В — более поздняя стадия дробления; Г — бластула.

неравномерного дробления клетки анимальной части бластулы оказываются более многочисленными и более мелкими, чем клетки вегетативной части. Кроме того, они значительно беднее желточными включениями и богаче пигментом, чем вегетативные клетки.

В результате дробления у амфибий, как и у ланцетника, образуется целобластула. По своему строению она, однако, рядом признаков отличается от бластулы ланцетника. Основным, наиболее существенным ее отличием является то, что клетки ее стенки расположены на нескольких уровнях, не образуя одного правильного ряда. Это объясняется тем, что к меридианальным и широтным бороздам на более поздних стадиях дробления присоединяются и тангенциальные, т. е. параллельные поверхности зародыша. В анимальной части бластулы стенка более тонкая (1—3 слоя клеток), в экваториальной («краевой») зоне — несколько толще (3—5 слоев). Наиболее толстой, массивной является стенка в вегетативной части бластулы (более десятка слоев клеток). Массив-

ная вегетативная стенка бластулы, состоящая к тому же из клеток более крупных и сильно загруженных желточными включениями, вдаётся в бластоцель в виде «желточной (энтодермальной) подушки». В силу этого бластоцель оказывается сравнительно маленьким и смещённым в анимальную половину бластулы.

Клетки анимальной половины бластулы образуют эпителиоподобный пласт, в вегетативной половине они более округлы и сгружены беспорядочно.

Если отвлечься от билатеральной структуры цитоплазмы яйца (наличие серого серпа), то дробление яйца у амфибий носит правильный радиальный характер. Наличие серого серпа придает дроблению черты билатеральности, поскольку чаще всего первая борозда дробления проходит по меридиану, пересекающему серый серп пополам, т. е. в плоскости билатеральной симметрии. Таким образом, оба первых blastomeres содержат каждый по половине серого серпа. Вторая меридианальная борозда, проходящая в плоскости, перпендикулярной по отношению к первой, делит зародыш на два дорсальных и два вентральных blastomeres. При этом дорсальные blastomeres имеют по половине серого серпа, вентральные — не содержат материала серого серпа.

Так как процесс дробления заключается в разделении оплодотворенного яйца на все большее количество blastomeres без сколько-нибудь значительного перемещения материала яйца, то в сущности происходит лишь распределение участков единой цитоплазмы яйцеклетки между образующимися blastomeres, без изменений в топографии этих участков. В бластуре лягушки, как и в оплодотворенном яйце, имеются сильно пигментированная анимальная область, непигментированная вегетативная (меньших размеров) и слабо пигментированный серый серп между ними. Только эти области представлены теперь не участками единой цитоплазмы, а некоторым количеством поверхностных территорий отдельных blastomeres. Это распределение участков цитоплазмы по blastomeres представляет собой одновременно продолжение дифференцировки, начавшейся еще в ооците и в зиготе.

ГАСТРУЛЯЦИЯ

Изменения в строении бластулы амфибий по сравнению с бластурой ланцетника имеют следствием изменение и характера гаструляции. Если у ланцетника тонкостенная вегетативная половина бластулы беспрепятственно впивается в бластоцель, то у лягушки и других позвоночных с голобластическими яйцами вегетативная половина бластулы слишком массивна и инертна вследствие перегрузки желточными включениями, а бластоцель имеет слишком незначительные размеры, чтобы вместить вегетативную половину бластулы. Поэтому инвагинация выражена при гаструляции у этих животных в незначительной степени. Зато к ней присоединяется эпибolia (от греч. *epiboli*, что означает «покрытие, перекрывание»): более активная анимальная половина бластулы начинает как бы нарастать, а точнее — натягиваться на сравнительно инертную вегетативную половину. Это натягивание идет, однако, не сразу по всей окружности, а сначала лишь в определенном участке ее на границе между серым серпом и непигментированной вегетативной частью. Здесь, в наиболее медиальном участке названной границы, часть клеток погружается в бластоцель, в результате чего появляется неглубокая серповидная бороздка. Вследствие присоединяющегося процесса эпиболы она делается все глубже и длиннее, распространяясь латерально в обе стороны, опоясывает непигментированное веге-

тативное поле бластулы по границе этого поля с серым серпом и из серповидной постепенно становится замкнутой по окружности (рис. 30), что и приводит к завершению образования бластопора.

Так как большая темная часть бластулы (включая серый серп), как сказано, «натягивается» на меньшую, светлую, то, естественно, между темной и светлой частями образуется складка стенки бластулы, край которой и надвигается концентрически на светлую вегетативную часть. Диаметр непокрытой части вегетативной области непрерывно умень-

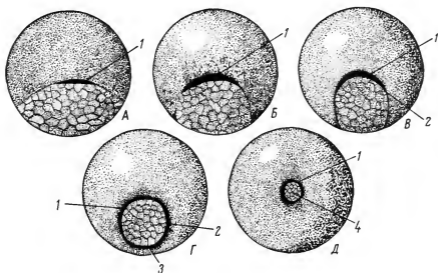


Рис. 30. Гастрюляция у лягушки, внешний вид со стороны будущего заднего конца тела зародыша (из Хюттиера).

А, Б — возникновение серповидной бороздки (дорсальной губы бластопора); В — образование боковых губ бластопора; Г — полное сформирование бластопора, образовались и вентральная губа; Д — концентрическое замыкание бластопора. 1 — дорсальная губа бластопора, серповидная бороздка; 2 — боковые губы бластопора; 3 — вентральная губа бластопора; 4 — желточная пробка (остаток еще не ушедшего внутрь вегетативного поля).

шается. Вот почему если сначала серповидная бороздка имеет сравнительно малую кривизну, то по мере распространения ее концов в стороны они все круче загибаются, и, когда, наконец, концы ее смыкаются и складка нарастания образует замкнутый круг, диаметр этого круга оказывается значительно меньшим, чем первоначальный диаметр светлого поля.

В силу одновременного «нарастания» темной анимальной части бластулы на светлую вегетативную и некоторого (правда, слабо выраженного) впячивания вегетативной части в анимальную светлая часть уходит внутрь бластулы, в конце концов совершенно вытесняя (заполняя) бластоцель. Поскольку «натягивание» анимальной части на вегетативную происходит в форме складки (дупликатуры) стенки бластулы, ближайшие к краю нарастания участки анимальной части все время подворачиваются через край и из состава внешнего листка дупликатуры переходят во внутренний. Между нарастающей складкой и обрастаемой вегетативной частью образуется щелевидное пространство, вначале очень узкое, затем расширяющееся. Это — гастроцель, который, следовательно, первоначально возник в виде серповидной бороздки. Крыша

его образована подвернувшимся через край нарастания материалом анимальной части бластулы, а именно материалом серого серпа, дно — массивной вегетативной частью бывшей бластулы. Следовательно, в результате описанного процесса перемещения материала бластула превращается в гастролу. Нетрудно убедиться, что край нарастания представляет собой бластопор, наиболее рано намечающийся участок этого края (серповидная бороздка) — дорсальную губу бластопора. Распространяющиеся в стороны концы серповидной бороздки являются боко-

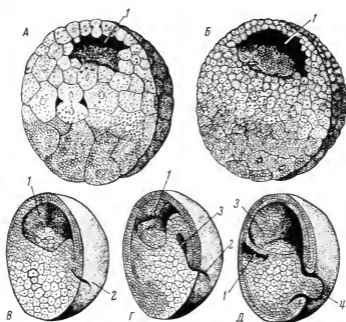


Рис. 31. Бластула и гастролация у лягушки в разрезе (по Хюттнеру).

А — ранняя, Б — более поздняя бластула; В, Г, Д — три последовательные стадии гастролации. 1 — бластопор; 2 — серповидная бороздка (дорсальная губа бластопора); 3 — гастропор; 4 — желточная пробка.

выми губами бластопора, а участок, где они в конце концов смыкаются, — вентральной губой.

Серповидная бороздка возникает на границе между серым серпом и светлым вегетативным полем. В результате описанного надвигания материала происходит подворачивание через край серповидной бороздки в состав образующегося внутреннего листка складки всего материала серого серпа, который и образует крышу первичной кишки. Дно первичной кишки образует масса богатых желтком клеток бывшей вегетативной части бластулы. Снаружи остается лишь темнопигментированный материал анимальной части бластулы, который теперь и образует наружный зародышевый листок — эктодерму (рис. 31). Что касается внутреннего зародышевого листка, то он, как мы видели, неоднороден и образован материалом серого серпа (крыша первичной кишки) и материалом непигментированных клеток бывшей вегетативной части бластулы (дно первичной кишки).

В силу концентрического замыкания бластопора остающийся видимый снаружи участок светлого вегетативного поля делается все меньше в диаметре. Некоторое время его крупные, богатые желтком клетки выдаются наружу в виде так называемой желточной (рускониевой) пробки, затем бластопор окончательно замыкается и вся поверхность зародыша делается темной, поскольку весь светлый материал оказывается заключенным внутри.

Существенным отличием от гастрюляции ланцетника является то, что в ходе гастрюляции у лягушки происходит и обособление среднего зародышевого листка (мезодермы). Подворачивающийся через дорсальную губу бластопора материал медиальной части серого серпа, входя в состав крыши первичной кишки, затем (вскоре после завершения гастрюляции) сворачивается в плотный цилиндрический тяж клеток — зачаток спинной струны, или хорды. Следовательно, материал медиальной части серого серпа в бластуле представляет собой презумптивную хордальную пластинку. Что касается латеральных, сужающихся к концам частей серого серпа, то они, подворачиваясь и уходя внутрь через боковые губы бластопора, в отличие от того, что наблюдается у ланцетника, не входят в состав первичной кишки, а с самого начала своего ухода внутрь вырастают в промежуток между эктодермой и стенкой первичной кишки, в узкую щель бластоцеля. Это и есть образующийся средний зародышевый листок — мезодерма. Дорсально она справа и слева прилегает к зачатку хорды, латерально на первых порах образена клиновидно (на разрезе) заостренным краем в бластоцель и этим свободным краем продолжает вырастать в бластоцель до тех пор, пока правое и левое мезодермальные крылья не сомкнутся под первичной кишкой, и тогда зародыш весь становится трехслойным.

После обособления хордального тяжа и мезодермы остальной материал первичной кишки смыкается под хордальным тяжом, образуя зачаток кишечной трубки (эпителия вторичной кишки). Последняя первоначально слепо замкнута, не имея ни ротового, ни заднепроходного отверстия. Материал ее, происшедший из массивной вегетативной половины (дна) бластулы, представляет собой энтодерму. Некоторая часть клеток в глубоких участках массивной энтодермальной «подушки» разрушается, и их желточные включения идут на питание зародыша. Эта часть энтодермы, не принимающая участия в построении стенки кишечника и являющаяся провизорной (временной), может быть обозначена как желточная энтодерма. Остальная часть энтодермы, идущая на образование кишечного эпителия, является кишечной энтодермой. Таким образом, у амфибий, в отличие от ланцетника, у которого вся энтодерма идет на образование кишечника, намечается подразделение энтодермы на желточную (провизорную) и кишечную (дефинитивную) части (Н. Е. Васильева, 1947).

НЕЙРУЛА. ОБОСОБЛЕНИЕ ЭМБРИОНАЛЬНЫХ ЗАЧАТКОВ. ДИФФЕРЕНЦИРОВКА И СЕГМЕНТАЦИЯ МЕЗОДЕРМЫ

Ранняя гастрולה лягушки имеет шарообразную форму, поздняя — несколько вытягиваясь в длину, приобретает форму овала. Если первоначально дорсальная сторона может быть определена только на разрезе по положению хордального зачатка в составе крыши первичной кишки, то на следующей за стадией гастрюлы стадии нейрулы (рис. 32, А) дорсальная сторона становится определенной снаружи благодаря образованию нервных, или медуллярных, валиков. Это — две

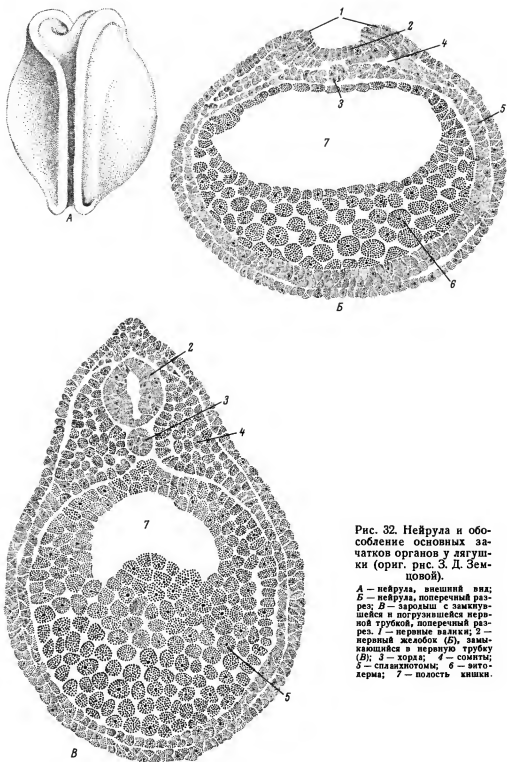


Рис. 32. Нейрула и обособление основных зачатков органов у лягушки (ориг. рис. З. Д. Земцовой).

А — нейрула, внешний вид;
 Б — нейрула, поперечный разрез;
 В — зародыш с замкнувшейся и погружившейся нервной трубкой, поперечный разрез. 1 — нервная трубка; 2 — нервный желобок (Б), замыкающийся в нервную трубку (В); 3 — хорда; 4 — сомиты; 5 — спланхнотомы; 6 — зитодерма; 7 — полость кишки.

(парные) утолщенные гребневидные складки эктодермы, возникающие по бокам дорсальной стороны тела зародыша. Нервные валики ограничивают широкую дорсальную полосу эктодермы, именуемую нервной (медуллярной) пластинкой. Нервная пластинка является зачатком мозга, нервные валики позднее дают начало нервным ганглиям. Следовательно, нервная пластинка и нервные валики вместе взятые представляют собой нейральный зачаток, или нейроэктодерму. Остальная часть эктодермы становится кожной эктодермой.

Приподнимаясь все выше над дорсальной поверхностью зародыша, нервные валики начинают сближаться друг с другом и, наконец, срастаются, образуя непарную ганглиозную пластинку. Одновременно нервная пластинка принимает вид желобка, а затем сворачивается в трубку. Нервная трубка и ганглиозная пластинка погружаются под кожную эктодерму, последняя смыкается над ними в непрерывный слой и дифференцируется на всей наружной поверхности зародыша в эпидермис. Характерно, что замыкание нервной трубки и срастание нервных валиков начинается несколько отступя от переднего их конца и идет в направлениях кзади и кпереди. После срастания кожной эктодермы ганглиозная пластинка оказывается зажатой между нею и нервной трубкой в виде тонкой однородной пластинки клеток.

Мезодерма, образующая вначале однородный слой клеток между экто- и энтодермой, затем дифференцируется на: 1) дорсальные участки — спинные сегменты, или сомиты; 2) сегментные ножки, или нефротомы, и 3) расположенные наиболее вентрально «боковые пластинки», или спланхнотомы. Сомиты и нефротомы сегментируются, подразделяясь постепенно на все большее количество следующих друг за другом парных метамерных участков. Процесс сегментации, или метамеризации, идет спереди назад. При этом первой по времени возникает третья пара сомитов, затем следующие за ней — четвертая, пятая и т. д. Вторая, а затем и первая пары образуются с опозданием. Спланхнотомы же, в противоположность спланхнотомам ланцетника, не сегментируются. Подразделяясь на висцеральный (внутренний) и париетальный (наружный, пристеночный) листки с щелевидной вторичной полостью (целомом) между ними, спланхнотомы правой и левой сторон тела срастаются друг с другом под кишечной трубкой, так что целомическая полость становится общей для всех сегментов и обеих сторон тела. Висцеральный листок прирастает к кишке и другим внутренним органам и образует их серозную оболочку. Париетальный листок прирастает изнутри к стенке тела, образуя пристеночную брюшину. Часть клеток мезодермы (сомитов и спланхнотомов), выселяясь в промежутки между эмбриональными зачатками, образует рыхлую клеточную массу — мезенхиму. В области головы к мезенхиме примешиваются клетки, происходящие из ганглиозной пластинки — так называемая эктомезенхима.

Первые две пары мезодермальных сегментов представлены только сомитами. Это — ларвальные (по П. П. Иванову) сегменты, унаследованные от древней личиночной формы предков позвоночных. Остальные, филогенетически более позднего происхождения, являются постларвальными. У древних предков позвоночных они образовывались лишь в процессе метаморфоза. У современных ланцетника и позвоночных их развитие сместилось на эмбриональные стадии, но сохранилась последовательность их образования в направлении спереди назад.

Таким образом, процессы дифференцировки ряда зачатков распространяются в направлении спереди назад. Это относится к замыканию нервного желобка в трубку и к срастанию нервных валиков, к образо-

ванию и дифференцировке сомитов и нефротомов. Поэтому более каудальные участки зародыша, отстающие в своем развитии от находящихся более краниально, в каждый данный момент являются менее дифференцированными, чем последние. На самом заднем конце зародыша, пока не завершился процесс сегментации, находится наименее дифференцированный материал каждого из зачатков: еще не замкнувшаяся часть нервной трубки, еще не сегментировавшаяся масса мезодермы и т. д. После замыкания бластопора, что происходит у лягушки на стадии ранней нейрулы, этот малодифференцированный клеточный материал вследствие усиленного размножения клеток образует дорсальное замкнувшегося бластопора заметный, все более увеличивающийся вырост — хвостовую почку (рис. 33, А). Хвостовая почка представляет зачаток хвоста. По мере вытягивания хвостовой почки в длину в ней все в том же направлении спереди назад разгравляются процессы дифференцировки и сегментации мезодермы, только без образования нефротомов и спланхнотомов.

Сомиты дают начало мускулатуре туловища и хвоста, соединительнотканной основе кожи и скелетным тканям — хрящевой, а позднее костной. Нефротомы являются зачатками эпителиальных канальцев выделительных органов (почек).

Рот, анальное отверстие и жаберные щели у зародыша лягушки, как и у ланцетника, возникают путем прорыва. В частности, анальное отверстие прорывается на месте бывшего вентрального края бластопора. У тритона бластопор, не замыкаясь до конца, непосредственно превращается в анальное отверстие.

ФОРМИРОВАНИЕ ЛИЧИНКИ. МЕТАМОРФОЗ

К моменту вылупления у головастика лягушки успевают образоваться провизорные органы — хвост, окаймленный высокой кожной складкой — хвостовым плавником, наружные жабры, роговые губные зубы, служащие для соскабливания частиц водяных растений. Головастики вначале, по вылуплении, питаются студенистыми оболочками икры, из которой они вывелись, а затем переходят на растительную

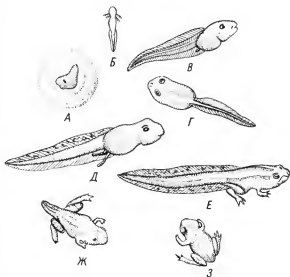


Рис. 33. Развитие зародыша и личинки лягушки от стадии хвостовой почки до метаморфоза (из Бобринского).

А — зародыш в икринке на стадии хвостовой почки; Б — личинка с наружными жабрами вскоре после вылупления; В, Г — головастики более поздних стадий; Д — появление задних конечностей; Е — головастик с задними и передними конечностями; Ж — редукция хвоста; З — лягушонок, закончивший метаморфоз.

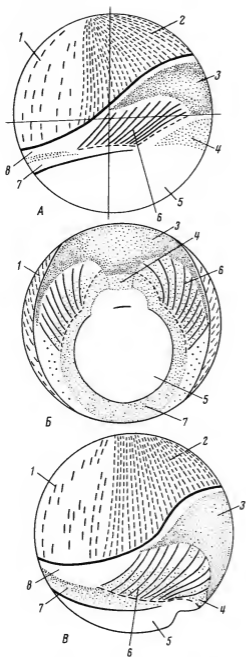


Рис. 34. Карта презумптивных участков бластулы и ранней гаструлы тритона (по Фогту, из А. А. Заварзина).

А — бластула, вид слева; Б, В — ранняя гаструла, вид со стороны вегетативного полюса (Б) и слева (В). Презумптивные: 1 — кожная эктодерма; 2 — нервная пластинка; 3 — хордальная пластинка; 4 — прехордальная пластинка; 5 — энтодерма; 6 — мезодерма сомитов; 7 — мезодерма спланхнотомов; 8 — мезодерма хвостовой почки.

пищу. У них нет еще ни конечностей, ни зубов, ни легких. После некоторого периода роста начинается метаморфоз, который происходит постепенно и заключается в образовании сначала задних, а затем и передних конечностей, исчезновении хвоста, ткани которого постепенно разрушаются путем гистолиза (растворения), редукции жабер, появления легких и т. д. Хрящевой скелет головастика заменяется костным, на челюстях развиваются зубы.

КАРТЫ ПРЕЗУМПТИВНОГО МАТЕРИАЛА ЗАЧАТКОВ. МЕТОДИКА МАРКИРОВКИ

В последние три десятилетия в эмбриологии широко вошла в употребление методика изучения эмбриональных процессов с помощью меток безвредными красителями (нейтральный красный, сульфат нильского синего и т. п.), наносимых на различные участки живого развивающегося зародыша (метод маркировки). Цветные метки помогают проследить нормальное, не искаженное экспериментальным вмешательством перемещение клеточного материала зародыша при гастрюляции и при других формообразовательных процессах. Этот метод, предложенный в 1925 г. немецким эмбриологом Фогтом, позволяет установить, в состав каких зачатков органов попадают в результате развития те или иные участки стенки бластулы, на которые были нанесены метки. Таким способом удалось составить детальные карты презумптивных участков бластулы для различных видов амфибий, а позднее и для других позвоночных. На рис. 34 приведены карты презумптивных участков бластулы и ранней гаструлы тритона. С помощью маркировки удается уточнить, какие части анимального полушария бласту-

лы позднее примут участие в образовании нервной пластинки, а какие дадут начало кожной эктодерме. В составе серого серпа определены участок, расположенный дорсо-медиально, представляющий собой презумптивную хордальную пластинку, и части латеро-вентральные, образующие в ходе гаструляции мезодерму. Более того, в мезодермальных частях серого серпа уточнена локализация матернала будущих сомитов, спланхнотомов, мезодермы хвостовой почки и т. д. Между крупноклеточным вегетативным полем, образующим позднее энтодерму, и хордальной пластинкой метод маркировки помог обнаружить участок, который при начале гаструляции первым подворачивается через дорсальную губу бластопора, продвигается при формировании первичной кишки вперед хордальной пластинки и энтодермы и входит в состав переднего отдела первичной кишки. Этот участок получил название перехордальной пластинки. Он дает начало эпителиальной выстилке переднего отдела пищеварительной трубки, а также мезодерме первых двух (ларвальных) сегментов.

При нанесении разноцветных меток, например на медиальный участок серого серпа, ближайший к светлому энтодермальному полю, далее на медиальный участок серпа, прилегающий к темной анимальной половине бластулы и, наконец, на темную анимальную половину бластулы, несколько отступая от серого серпа, можно наблюдать, как в ходе гаструляции первой подворачивается через губу бластопора и уходит внутрь первая из названных меток. В конечном счете, она попадает в состав переднего конца слепо замкнутого зачатка кишки. Вторая метка, подвернувшись через губу бластопора, оказывается в составе крышки первичного кишечника, а затем — хордального тяжа. Третья метка перемещается ближе к бластопору, но через его губу не подворачивается, а остается в составе наружного зародышевого листка, оказываясь позднее в составе нервной пластинки, а затем трубки.

Результаты этих наблюдений не означают, что в составе стенки бластулы уже преформированы (предобразованы) зачатки всех органов зародыша. Опыты с маркировкой вообще ничего не говорят о детерминированности или недетерминированности клеточного матернала тех или иных участков бластулы. Эти опыты говорят только, какие участки бластулы в результате гаструляционных перемещений при нормальных, типичных, условиях развития оказываются в составе тех или иных зачатков и идут на их построение. При изменении условий развития, внешних или внутренних, судьба матернала этих участков бластулы может стать совершенно иной, и развитие их пойдет по другому пути. Ответ на вопрос об определенности (закрепленности, детерминированности) или неопределенности «судьбы» тех или иных участков бластулы, гаструлы и более поздних зародышей могут дать только такие эксперименты, которые ставят зародыша или отдельные его участки в измененные определенным образом условия и показывают степень зависимости дальнейшего хода развития от этих измененных условий (см. гл. X).

РАЗВИТИЕ НИЗШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ С МЕРОБЛАСТИЧЕСКИМИ ЯЙЦАМИ (акуловые и костистые рыбы)

В процессе эволюции позвоночных случалось не раз, что та или иная группа переходила от личиночного к прямому типу развития, в связи с чем в яйцах увеличивалось количество желтка и дробление становилось неполным. Среди круглоротых это произошло в подклассе миксин, среди амфибий — в подклассе безногих (червяг), но те и другие являются боковыми ветвями филогенетического древа: ни миксин, ни червяги не дали начала вышестоящим позвоночным. То же самое относится к двум крупным группам класса рыб — акуловым и костистым рыбам. Акуловые и особенно костистые составляют по количеству видов подавляющее большинство в классе рыб, они являются по своей организации и развитию наиболее типичными представителями класса. Тем не менее и те и другие являются всего лишь боковыми (правда, очень мощными) ветвями эволюции позвоночных, а не входят на основной линии прогрессивной эволюции, ведущей к высшим позвоночным. И у акуловых, и у костистых рыб в связи с переходом к прямому (без личиночной стадии) развитию количество желтка в яйце резко увеличилось, особенно у акуловых. При этом даже у тех костистых рыб, у которых икринки не особенно крупны, произошла резкая концентрация желтка в большей вегетативной части яйца и освобождение меньшей анимальной области, содержащей ядро, от желточных зерен. Поэтому дробление у акуловых и костистых стало частичным, в частности дискондальным: дробиться стало не все яйцо, а только более или менее свободный от желтка диск протоплазмы в области анимального полюса. Это повлекло за собой изменение способа гастрюляции, а также появление нового зародышевого органа — желточного мешка, который становится резервуаром желтка, органом его переваривания и, кроме того, временным органом дыхания.

Те же процессы произошли и при возникновении высших позвоночных с богатым желтком яйцами. Дискондальное дробление и желточный мешок представлены в развитии рептилий, птиц и даже низших (яйцекладущих) млекопитающих. Однако у всех этих форм процессы развития сильно осложнены появлением зародышевых оболочек и другими вторичными изменениями, связанными с развитием на суше и с повышением организации. Поэтому целесообразно сначала рассмотреть переход от голобластического к меробластическому типу развития на примере рыб, так как здесь влияние интересующего нас фактора — увеличения количества желтка — выражено в более чистом виде.

Уже среди рыб с голобластическим типом развития (полным дроблением), а именно среди ганоидов, можно найти виды, у которых явно выражена тенденция к переходу к меробластическому типу развития. У осетровых, как и круглоротых, двоякодышащих рыб и амфибий, увеличение количества желтка в яйце (по сравнению с яйцеклетками ланцетника) и его неравномерное распределение в цитоплазме вызывает лишь некоторое замедление темпов дробления вегетативной

части яйца сравнительно с анимальной, приводящее к тому, что клетки анимальной части успевают приобрести более мелкие размеры и стать более многочисленными, тогда как в вегетативной половине яйца blastomeres крупнее и малочисленнее. У африканского костного ганоида — амин (ильная рыба, *Amia calva*) желтка в яйце еще больше, поэтому замедление дробления вегетативной части яйца сказывается еще заметнее (рис. 35). До вегетативного полюса доходят только две меридианальные борозды, так что когда к стадии бластулы анимальная половина яйца уже раздробилась на множество мелких blastomeres, вегетативная половина остается разделившейся лишь на четыре очень крупных blastomera, сильно загруженных желтком, и дальше дробление этих вегетативных blastomeres не идет. Прочие меридианальные бо-



Рис. 35. Дробление яйца костного ганоида *Amia calva* (по Уайтмену и Эйклесгеймеру, из П. П. Иванова).

А — стадия 8 неполных blastomeres; Б — стадия 16 blastomeres (8 мелких анимальных blastomeres — полные; большая вегетативная часть яйца разделена двумя полными бороздами и двумя неполными); В — поздняя стадия дробления (две полные борозды и множество неполных).

розды до вегетативного полюса не доходят, а широтные борозды в вегетативной половине яйца вовсе не образуются.

Еще один шаг в направлении увеличения количества желтка, и вегетативная часть яйца теряет совсем способность дробиться. Дробится только анимальная часть, которая к тому же значительно меньше недробящейся вегетативной. При таком типе дробления получается бластула, крыша которой имеет вид небольшого многоклеточного диска или колпачка, находящегося на анимальном полюсе яйца, а дно представлено объемистой массой нераздробившегося желтка. Именно так обстоит дело у акуловых и костистых рыб. Дробление из полного неравномерного становится частичным дискоидальным. Яйца, претерпевающие частичное дробление, носят название меробластических (meros — часть, blastos — зародыш).

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ. ТИП ЯИЦЕКЛЕТОК. ДРОБЛЕНИЕ. ДИСКОБЛАСТУЛА.

Рассмотрим более подробно, как происходит такое частичное дискоидальное дробление. В принципе развитие у акуловых и костистых рыб идет односторонне, хотя в частности имеются заметные отличия. У акуловых оплодотворение и оплодотворение внутреннее, встреча яйцеклетки со сперматозоидом происходит в яйцеводах. У костистых оплодотворение внешнее, происходит в воде, куда самки выметывают икру, а самцы выпускают сперму. У акуловых яйца не столь многочисленны (десятки, сотни), очень крупны и богаты желтком. По мере про-

движения оплодотворенного яйца по яйцеводу оно одевается белковой оболочкой и кожистой или еще более плотной, пергаментообразной скорлупой. Скорлупа у многих видов имеет бичевидные выросты, с помощью которых яйца прикрепляются к водяным растениям или иным подводным предметам. У костистых яйцеклетки гораздо мельче и откладываются в числе многих тысяч, а иногда, например у трески, и миллионов. Но если даже они у некоторых видов и не крупнее, чем икрилки лягушки или осетровых рыб, то степень неравномерности распределения желтка в цитоплазме все же гораздо выше, а поэтому дробление,

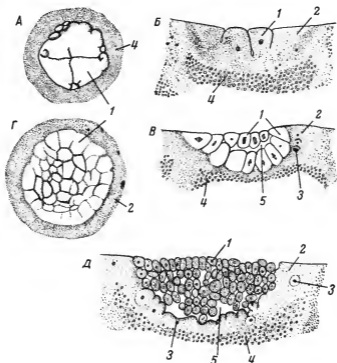


Рис. 36. Дробление яйца ската (по Рюккерт, из П. П. Иванова).

А — стадия четырех blastомеров, вид с поверхности; Б — стадия восьми blastомеров, вертикальный разрез; В — стадия приблизительно 128 blastомеров, вертикальный разрез; Г, Д — поздние стадии дробления, вид с поверхности (Г) и на вертикальном разрезе (Д). 1 — blastомеры; 2 — перибласт; 3 — мероциты; 4 — желток; 5 — полость дробления (бластоцель).

как и у акул, неполное. У акул дробящийся зародышевый диск в анимальной части яйца очень мал по сравнению с остальной, недробящейся массой яйца и имеет плоскую форму (рис. 36). У костистых он крупнее и имеет форму колпачка, иногда резко отграниченного по краям от нераздробившейся желточной части икрилки (рис. 37).

Наиболее типично и сходно с тем, как у рептилий и птиц, протекает дискондальное дробление у селакхий (см. рис. 36). У этих рыб наблюдается полиспермия, т. е. в яйцо проникает до нескольких десятков сперматозондов. Только один из них образует мужской пронуклеус и участвует в оплодотворении. Остальные рассеиваются в желтке, превращаясь в блуждающие желточные ядра — мероциты, участвующие

в резорбции желтка. Первые две борозды соответствуют меридианальным, но так как они пересекают только небольшой, практически почти плоский протоплазматический диск на анимальном полюсе очень крупного яйца, то по отношению к этому диску первые две борозды могут быть названы радиальными. Характерной особенностью дискоидального дробления является то, что и третья борозда не широтная, а меридианальная (радиальная). В результате первые бластомеры оказываются отделенными друг от друга только неглубокими бороздками, проходящими лишь по радиусам, по окружности же бластодиска и снизу они не отграничены от желтка, непосредственно продолжаясь (постепенно переходя) в него.

Четвертая, широтная борозда разделяет эти неполные бластомеры на внутренние, или центральные, отграниченные при рассматривании с поверхности со всех сторон, но снизу (вглубь) переходящие в желток, и внешние, или периферические, которые продолжают в желток не только вглубь, но и по периферии (по краям бластодиска).

Лишь с появлением тангенциальных борозд возникают бластомеры, отграниченные со всех сторон, в том числе и снизу, от желтка и представляющие собой, следовательно, настоящие клетки. Однако всякий раз, когда неполный, переходящий в желток бластомер делится широтной либо тангенциальной бороздой, получаются одна настоящая, отграниченная от желтка клетка и другая, неполная, переходящая в желток по периферии бластодиска или вглубь. Ядро делящегося бластомера при этом делится на два дочерних ядра, из которых одно отходит к отграниченной со всех сторон клетке, другое — к не отделившейся еще клетке, продолжающейся в желток. Поэтому как далеко ни заходит дробление, все время по краю бластодиска и под ним в желтке остаются неполные бластомеры, продолжающиеся в желток и в совокупности образующие симпластическую зону — перибласт, или «желточный синцитий». Ядра из неполных бластомеров благодаря неотграниченности последних от окружающего или подлежащего желтка могут уходить в нераздробившуюся желточную массу и давать начало меростигмам, не отличным от тех, которые образуются из избыточных сперматозондов.

Для типичного дискоидального дробления, какое наблюдается у сельхозных рыб, характерно, что уже начиная с 4—5-й борозд дробление становится резко неправильным: бластомеры получаются весьма неравномер-

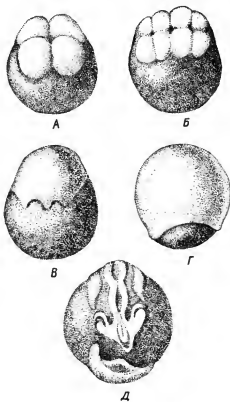


Рис. 37. Дробление и образование бластулы у костистых рыб на примере леща (по П. П. Иванову).

А — стадия 4 бластомеров; Б — стадия 8 бластомеров; В — бластула (бластодиск состоит из множества мелких клеток, на рисунке не заметных); Г — обрастание желтка бластодиском; Д — стадия вырастания хвостовой почки.

ной величины, нарастание их количества сильно уклоняется от правильной геометрической прогрессии, рано возникает асинхронность деления бластомеров, направление борозд подвержено большим индивидуальным колебаниям даже в яйцах одной кладки и т. д.

Благодаря тангенциальным бороздам зародышевый диск становится сначала двуслойным, а затем и многослойным. Между бластодиском и желтком образуется небольшая полость, соответствующая бластоцелю бластулы амфибий. Бластодиск соответствует крыше и краевой зоне бластулы ланцетника и амфибий, а дно бластулы представлено нераздробившейся массой желтка с разбросанными в ней (в участках, прилежащих к бластодиску) мероститами. Мероститы представлены ядрами неправильной формы, окруженными небольшим количеством цитоплазмы, которые теряют способность к митотическому размножению, некоторое время amitotически перешнуровываются и постепенно распадаются.

Такая форма бластулы, получающаяся в результате дискондального дробления, получила название диска бластулы.

ГАСТРУЛЯЦИЯ

Переходя к гаструляции, следует отметить, что этот процесс протекает различным образом у различных представителей акуловых и костистых рыб. Рассмотрим некоторый средний случай на примере ската (рис. 38).

Многослойный бластодиск несколько уплощается, распространяясь по поверхности желтка, делается тоньше и из круглого (при взгляде с поверхности) становится овальным вследствие неравномерности роста и смещений клеточного материала. Наружный слой клеток бластодиска становится эпителиоподобным, более глубокие слои клеток дольше сохраняют округлую бластомеробразную форму. Затем на одном из концов овального бластодиска, который, как это выясняется из дальнейшего хода развития, соответствует заднему концу тела будущего зародыша, край бластодиска вследствие неравномерного и в этом месте очень быстрого размножения клеток валикообразно утолщается, и бластодиск начинает подворачиваться через собственный край так, что становится в этом месте двуслойным. По мере подворачивания все большая часть бластодиска уходит из внешнего слоя во внутренний. Между внутренним листком и подлежащим желтком образуется полость.

Край подворачивания называется краевой зарубкой. Он соответствует в своей срединной части дорсальной губе бластопора, в боковых частях — боковым губам бластопора. Полость между внутренним листком и желтком соответствует полости первичного кишечника. Сам внутренний листок соответствует в своей медиальной части хордальной пластинке, в латеральных частях — мезодерме. У костистых рыб из него образуется также и часть кишечной энтодермы. Наружный листок над подвернувшейся хордальной пластинкой образует нервную пластинку, которая позднее, погружаясь, становится нервной трубкой¹, а остальные части наружного листка, смыкаясь над ней, становятся кожей эктодермой.

Необходимо подчеркнуть, что путем подворачивания заднего края бластодиска возникает (вместе с хордой и мезодермой) только та часть

¹ У костистых рыб нервная пластинка превращается в трубку не путем заворачивания и сращения ее краев, а путем раздвигания клеток и образования просвета в первоначально плотном клеточном тяжеле.

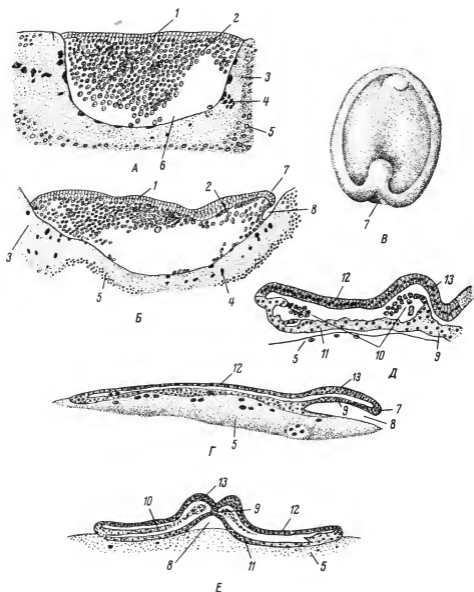


Рис. 38. Гастрюляция у селакхий (по Рюккерту, Циглеру и Раблю, из П. П. Иванова)

А — бластодиск *Pristigugis* на стадии бластулы, вид на вертикальном разрезе; Б — то же на стадии начала гастрюляции, медиальный сагиттальный разрез; В — бластодиск ската в начале гастрюляции, вид с поверхности; Г — зародыш ската, медиальный сагиттальный разрез; Д — трехслойный зародыш *Pristigugis*, поперечный разрез; Е — трехслойный зародыш ската, поперечный разрез. 1 — наружный слой клеток бластодермы; 2 — желточная энтодерма; 3 — перибласт; 4 — меробласты (ядра избыточных сперматозоидов); 5 — желток; 6 — полость дробления; 7 — краевая зарубка (дорсальная губа бластопора); 8 — гастрюла; 9 — хорда; 10 — мезодерма; 11 — кишечная энтодерма; 12 — кожная эктодерма; 13 — нервная пластинка.

энтодермы, из которой позднее развивается эпителий кишечной трубки (кишечная энтодерма). Остальная часть энтодермы, участвующая, как увидим далее, в обрастании желтка и образующая эпителий желточного мешка, возникает из глубоких слоев клеток бластодиска, обособившихся путем деламинации (отщепления) от наружного слоя бластодиска или же за счет перибласта. Эта часть энтодермы получила название желточной. Таким образом, у многих рыб кишечная и желточная энтодерма имеют разные источники и разный способ происхождения. У ската и желточная, и кишечная энтодерма возникает в ходе дробления вместе, за счет более глубоких слоев клеток бластодиска (деламинацией). Часть этих клеток, смещаясь под подвернувшуюся часть бластодиска, становится кишечной энтодермой. У разных рыб способ возникновения энтодермы сильно варьирует: у одних преобладает деламинация, у других — инвагинация (точнее, подворачивание на заднем краю бластодиска). Существенным различием желточной и кишечной энтодермы являются не источник и способ их возникновения, а различные пути дальнейшего развития. Желточная энтодерма — зачаток провизорного эпителия желточного мешка и дифференцируется очень рано. Кишечная энтодерма — зачаток дефинитивного эпителия кишки и дифференцируется сравнительно поздно, незадолго до вылупления малька и перехода его к активному питанию через рот.

Возникшая тем или иным путем кишечная энтодерма смыкается своими краями с ранее возникшей желточной энтодермой, образуя вместе с ней непрерывный внутренний зародышевый листок. Обособление внутреннего зародышевого листка и, следовательно, возникновение двуслойности зародыша представляет собой первую фазу гастрюляции.

В результате вышеописанных процессов подворачивания хордальной пластинки и возникновения мезодермы, во-первых, зародыш делается трехслойным, а во-вторых, возникает осевой комплекс зачатков (хорда под нервной пластинкой или трубкой, мезодерма по бокам от хорды). Это — вторая фаза гастрюляции. У рыб процессы, относящиеся к обеим фазам, во времени частично находят друг на друга. Зачатки осевого комплекса далее дифференцируются так же, как у амфибий (и вообще всех позвоночных): нервная трубка дает начало мозгу и нервам, мезодерма сегментируется и дифференцируется на сомиты, нефротомы и спланхнотомы, последние расщепляются на висцеральный и париетальный листки, образуется мезенхима и т. д. Отличие от круглоротых, ганойдных рыб и амфибий заключается лишь в том, что зародыш оказывается распластанным на объемистой массе нераздробившегося желтка и на первых порах лишенным брюшной стороны. Кишка не свернута в трубку, а как бы широко открыта по всей длине в сторону желтка. Соответственно этому и мезодерма не смыкается справа и слева под кишкой, как в нейруле у амфибий, а имеет свободные края, налегая на энтодерму. Сверху энтодерма и мезодерма покрыты эктодермой, также имеющей свободные края. Этими своими свободными краями (так называемым краем обрастания) эктодерма, энтодерма и мезодерма начинают нарастать на желток, вследствие чего бластодиск увеличивает свою поверхность. Этот процесс (процесс обрастания желтка) сначала идет не по всему краю бластодиска, а только по переднему и боковым. На заднем же краю бластодиска, естественно, никакого нарастания на желток быть не может, так как край бластодиска здесь подвернулся. В этом месте идет формирование заднего конца тела зародыша. Ставший уже трехслойным бластодиск здесь приподнимается по средней линии, а боковые его части, как бы сворачиваясь в трубку, начинают

внизу срастаться справа и слева, вследствие чего зародыш в этом месте приобретает брюшную стенку, делается из плоского объемным и обособляется от желтка. Под образовавшимся задним концом зародыша смыкаются справа и слева растущие назад и медиально края бластодиска, который благодаря этому может теперь нарастать на желток и своим задним краем, и зародыш постепенно по отношению к бластодиску переходит из краевого положения в срединное.

ОБОСОБЛЕНИЕ ТЕЛА ЗАРОДЫША ОТ БЛАСТОДИСКА, ФОРМИРОВАНИЕ ЖЕЛТОЧНОГО МЕШКА

Далее начинается все большее обособление тела зародыша от остальной, внезародышевой части бластодиска, разрастающейся по желтку. Это происходит путем приподнятия тела зародыша над остальным бластодиском и возникновения как бы кольцевого перехвата, отделяющего (отшнуровывающего) тело зародыша от внезародышевых частей. Этот перехват, неудачно называемый «туловищной складкой», все более сужается.

Внезародышевые части трехслойного бластодиска, обрастая нераздробившуюся желточную массу, образуют особый провизорный (временный) орган зародыша — желточный мешок (рис. 39). Желточный мешок является, во-первых, резервуаром желтка: стенка его предохраняет желток от растекания; во-вторых, внутренний, прилежащий непосредственно к желтку энтодермальный слой клеток желточного мешка дифференцируется в особый желточный эпителий, который вырабатывает в полость желточного мешка пищеварительные ферменты, расщепляющие желток на химически более простые растворимые составные части. В мезодермальном слое желточного мешка дифференцируются кровеносные сосуды, вступающие в связь с развивающейся несколько позднее сосудистой системой тела зародыша. Продукты расщепления желтка всасываются желточным эпителием и поступают в сосуды. Током крови они уносятся к телу зародыша и идут на его питание. Таким образом, желточный мешок выполняет трофическую функцию. В-третьих, желточный мешок является и первым органом дыхания зародыша: газообмен между внешней средой (водой) и кровью зародыша совершается через стенки кровеносных сосудов желточного мешка и сквозь наружный, эктодермальный его эпителий. Наконец, в-четвертых, в мезодермальном слое желточного мешка раньше всего появляются кровяные клетки, развивающиеся из мезенхимных, и, таким образом, желточный мешок является первым кроветворным органом зародыша.

Желточный мешок у акулых рыб более резко обособляется от тела зародыша, чем у костистых. У акулых он остается связанным с брюшной стороной тела с помощью длинного и узкого желточного канатика, слои стенки которого (экто-, мезо- и энтодермальный) являются продолжением соответствующих слоев тела зародыша и непосредственно продолжают в одноименные слои желточного мешка. Полость желточного мешка сообщается с полостью кишки зародыша с помощью проходящего в желточном канатике желточного протока, высланного энтодермальным эпителием. Однако желток из желточного мешка поступает в тело зародыша не по желточному протоку, а, как уже сказано, по сосудам желточного мешка в виде растворимых продуктов расщепления. По израсходовании желтка и развитии у зародыша жабер желточный мешок и желточный канатик отпадают, а образовавшееся на брюшной стороне пупочное отверстие зарастает. У костистых же рыб

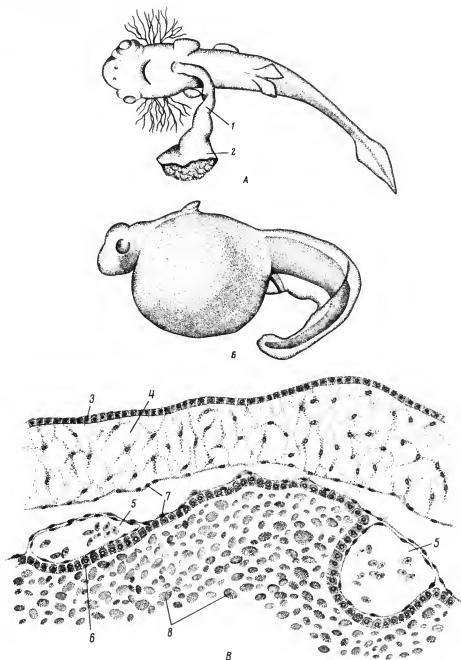


Рис. 39. Зародыши акул и костистых рыб с желточным мешком (ориг. рис. З. Д. Земцовой).

А — зародыш акулы; Б — зародыш ерша; В — стенка желточного мешка зародыша акулы. 1 — пупочный канатик; 2 — желточный мешок (частично обрезан); 3 — эктодермальный эпителий; 4 — соединительная ткань; 5 — сосуды (в них видны кровяные клетки); 6 — желточный эпителий; 7 — эпителиальная выстилка внезародышевого целома; 8 — желток.

тело зародыша остается в более широком соединении с желточным мешком. Последний выглядит как объемистое выпячивание брюшной стенки тела. По мере израсходования желтка и развития жабер желточный мешок как бы втягивается в тело зародыша: его энтодермальный желточный эпителий становится частью кишечной стенки, а наружный, эктодермальный эпителий входит в состав кожного покрова. Разветвленная сосудистая сеть мезодермального слоя в значительной степени редуцируется.

Таким образом, желточный мешок является временным, провизорным органом зародыша. Если он и относится к числу «внезародышевых» частей, то только в том смысле, что у акул и рыб (а также, как увидим, и высших позвоночных) он расположен вне зачатков definitivo-ных органов животного (вне собственно тела зародыша). Желточный мешок является первым по времени «внезародышевым» органом, появляющимся у зародыша в ходе эволюции позвоночных. Появление его представляет прямое следствие перехода от голобластического типа развития к меробластическому.

РАЗВИТИЕ ВЫСШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ С МЕРОБЛАСТИЧЕСКИМИ ЯЙЦАМИ (рептилии, птицы)

Развитие всех низших позвоночных происходит в воде. Даже амфибии, большинство которых во взрослом состоянии живет на суше и дышит легкими, откладывают яйца в воду, где и происходит эмбриональное и личиночное развитие.

Происходя от низших позвоночных, высшие позвоночные полностью перешли к сухопутному образу жизни и стали откладывать яйца на суше. Кроме того, развитие с метаморфозом у них заменилось прямым развитием. Эти два обстоятельства наложили свой отпечаток на все эмбриональные процессы у этих животных. Повышение уровня организации вылупляющегося из яйца животного (дефинитивная форма вместо личинки) потребовало резкого увеличения количества желтка, которым снабжается яйцо во время своего формирования в яичнике. Это в свою очередь повлекло переход от полного неравномерного дробления, наблюдаемого у амфибий, к частичному дискоидальному, изменение строения бластулы (дискобластула вместо целобластулы) и изменение способа гастрюляции. Развитие на суше, в воздушной, а не водной среде, потребовало развития специальных приспособлений, защищающих зародыша от высыхания, механических повреждений и т. д. (яйцевые и зародышевые оболочки).

Появление толстых и прочных оболочек (скорлупа, подскорлуповая пленка, белковая оболочка) на яйцевых клетках у рептилий и птиц сделало невозможным наружное оплодотворение, так как, разумеется, сперматозоиды не в состоянии через них проникнуть в яйцеклетку. Возникла необходимость проникновения спермиев в яйцеклетку на такой стадии ее развития, когда этих оболочек еще нет. Белковая оболочка и скорлупа выделяются во время продвижения яйца по женскому половому тракту (яйцевод, «матка»). Следовательно, единственно возможным сделалось внутреннее осеменение и оплодотворение, которое обеспечивает встречу спермиев с яйцеклеткой в начальных частях яйцевода, где яйцеклетка еще не начинает одеваться слоем белка.

Развитие рептилий и птиц, объединяемых вместе в группу *Sauropsida*, в основных чертах идет сходно. Поэтому развитие высших позвоночных с меробластическими яйцами будет здесь рассмотрено на примере одного из наиболее полно изученных эмбриологических объектов — куриного зародыша, с попутным указанием некоторых отличительных особенностей развития рептилий.

ЯЙЦЕКЛЕТКА, ОПЛОДОТВОРЕНИЕ, ЯЙЦЕВЫЕ ОБОЛОЧКИ

Яйцеклетка у рептилий и птиц чрезвычайно богата желтком и в силу этого имеет большие размеры. Так, яйцеклетка курицы имеет 3,5 см в диаметре, страуса — 10 см. Следует иметь в виду, что в отло-

женном птичьем яйце находится не яйцеклетка, а многоклеточный зародыш на стадии бластулы или ранней гаструлы, который в виде маленького беловатого диска находится на верхнем (анимальном) полюсе нераздробившейся массы желтка. В момент овуляции, т. е. выхода из яичника в воронку яйцевода, яйцеклетка имеет такие же размеры, как весь желток с зародышевым диском в отложенном яйце, но еще не окружена белковой оболочкой («белком») и скорлупой. Эта огромная яйцеклетка, продвигаясь по яйцеводу, оплодотворяется находящимися там в результате копуляции сперматозоидами. У рептилий и птиц, как и у селахий, наблюдается полиспермия, причем избыточные сперматозоиды и здесь образуют мероциты (блуждающие ядра), спо-

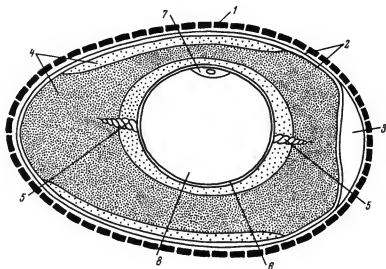


Рис. 40. Схема строения куриного яйца (скомбинировано по А. Л. Романову и А. И. Романовой, 1949, и М. Н. Рагозиной, 1961).
1 — скорлупа; 2 — подскорлуповые пленки; 3 — воздушная камера; 4 — белковая оболочка («белок»); 5 — халазы; 6 — желточная оболочка; 7 — зародышевый диск; 8 — желток.

собствующие переработке желтка. По мере продвижения по яйцеводу в направлении к «матке» и клоаке оплодотворенная яйцеклетка дробится и одевается сначала белковой оболочкой («белком»), которая является продуктом секреторной деятельности желез яйцевода, а затем подскорлуповыми пленками и скорлупой (рис. 40). У некоторых более примитивных рептилий (ящерицы, змеи) нет белковой оболочки, и яйцеклетка («желток») непосредственно прилегает к подскорлуповым пленкам и скорлупе. У других рептилий (черепахи) белковая оболочка развита. Больше всего слой «белка» у выводковых птиц, к которым относится и курица. Скорлупа у одних рептилий остается кожистой, у других в кожистой основе откладываются кристаллы извести, у третьих (крокодилы, черепахи) скорлупа сильно обызвествляется. Наиболее полное обызвествление вначале кожистой скорлупы происходит у птиц, где отложения извести имеют правильную форму и образуют пористый слой.

Яйцеклетка в птичьем яйце крепится к плотному наружному слою белка близ острого и тупого концов яйца с помощью двух шнуров

уплотненного белка, именуемых градинками, или халазами. Благодаря халазам желток, свободно взвешенный в белке, не смещается к скорлупе, а удерживается в положении, близком к центральному.

А так как вегетативная часть яйцеклетки вследствие большей загрузкиности желтком тяжелее анимальной, то свободно взвешенная в белке и способная вращаться в нем яйцеклетка при любом положении яйца поворачивается своим зародышевым диском кверху. Следовательно, при естественном насиживании бластодиск всегда располагается ближе к телу наседки.

Яйцеклетка окружена слоистой желточной оболочкой, предохраняющей желток от растрескивания. На тупом конце яйца между двумя подскорлуповыми пленками, в этом месте отходящими друг от друга, образуется воздушная камера.

Желток куриного яйца состоит из мелких и крупных гранул, взвешенных в содержащей белок более жидкой составной части. Гранулы имеют шарообразную форму. Более крупные из них называются желточными шарами (рис. 41). Различают белый и желтый желток, которые разнятся степенью интенсивности желтой окраски и характером составляющих их шаров. Шары желтого желтка более крупные, содержат больше жира и имеют тонкозернистую структуру. Белые желточные шары состоят из более плотного центрального тельца (или нескольких таких тел) и однородного наружного слоя. Белый и желтый желток располагаются чередующимися слоями. Установлено, что в процессе развития ооцита в яичнике курицы слои желтого желтка откладываются в цитоплазме ооцита днем, а слои белого желтка — ночью, когда яичник получает из крови меньше питательных веществ. Под зародышевым диском белый желток образует скопление, вдающееся на некоторую глубину в массу желтого желтка и именуемое латерой Пуркине.

При рассматривании бластодиска с поверхности это скопление белого желтка просвечивает через бластодиск в виде центрального светлого пятнышка («пандерово ядро»).

ДРОБЛЕНИЕ

Дробление в яйце рептилий и птиц протекает, как сказано, в яйцевом. Оно начинается сразу после оплодотворения и продолжается по мере того, как яйцеклетка, продвигаясь по яйцеводу, одевается белковой оболочкой и скорлупой. У различных рептилий и птиц яйцо откладывается на разных стадиях своего развития. Так, у гадюки, живородящей ящерицы и некоторых других рептилий уже в яйцевом в яйцах успевают сформироваться детеныши, которые и рождаются на свет живыми (яйцезиворождение) или вылупляются из яиц сразу после их откладки. У других рептилий развитие зародыша за время продвижения яйца по яйцеводу успевает зайти то более, то менее далеко и завершается, при достаточной температуре окружающей среды, вне организма матери, спустя большее или меньшее время после откладки яйца. У курицы к моменту откладки яйца зародыш находится на стадии бластулы или, чаще, ранней гаструлы (двуслойный зародышевый диск с уже обособившейся энтодермой). У голубя откладка происходит на еще более ранней стадии, а именно в период дробления.

Дробление у рептилий и птиц, как и у селадхий, частичное дискоидальное (рис. 42). Дробится только зародышевый диск на анимальном полюсе яйца, имеющий ничтожную поверхность и объем по сравнению с недробящейся массой желтка и содержащий лишь неболь-

шое количество мелких желточных гранул. Как и у селахий, первые три борозды радиальные (соответствующие меридианальным бороздам у ланцетника и амфибий), затем возникают широтные и тангенциальные борозды. Как при всяком дискоидальном дроблении, на краю бластодиска и под ним все время остаются неполностью отделенные от желтка клетки (образующие в совокупности перибласт), от которых про-

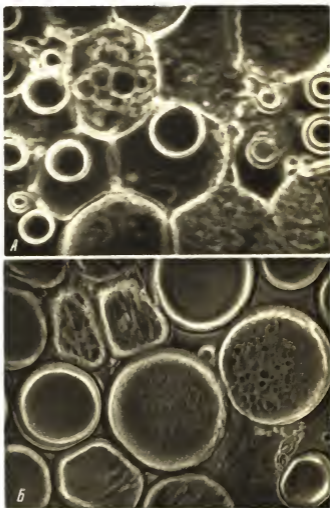


Рис. 41. Структурные элементы желтка куриного яйца (микрофото свежего желтка при увеличении $\times 400$) (ориг.).
А — шары белого желтка;
Б — шары желтого желтка.

исходит обособление полностью отграниченных клеток. Ядра некоторых неполных, продолжающихся прямо в желток клеток могут уходить в нераздробившуюся массу желтка и там становятся мероцитами (см. рис. 42), которые, как и мероциты, возникшие из избыточных сперматозоидов, принимают участие в переработке желтка, что облегчает усвоение его зародышем. Дробление резко неравномерное и неправильное: уже начиная с третьей и четвертой борозд образуются бластомеры очень различной величины и без какой-либо правильности и постоянства в их взаиморасположении. В итоге образуется многослойный бластодиск, состоящий из клеток неправильной формы, вплотную прилежащих друг к другу и налегающих на нераздробившийся желток.

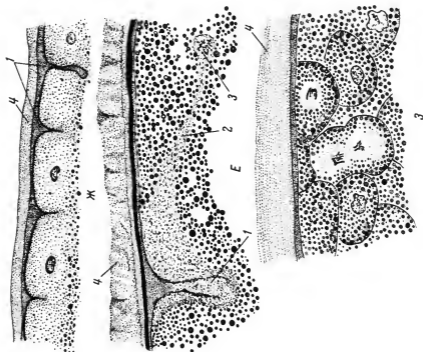


Рис. 42. Дробление яйца курицы в яйцеводе (А—Д—вид с поверхности по Петтерсону; Е—З—вид на вертикальных разрезах по В. Г. Бехтину).

А—Д—последовательные стадии дробления бластолисы, вид с поверхности; Е—З—вид на вертикальных разрезах; Ж—стадия нескольких бластомеров, снизу еще не отделенных от желтка; З—более поздняя стадия дробления. 1—борозды дробления; 2—след линзения ядра в цитоплазме (тропа дробления*); 3—метафаза второго деления дробления; 4—желточная оболочка.

Под влиянием клеток бластодиска и мероцитов часть желтка под зародышевым диском разжижается. Образуется небольшая полость, заполненная жидкостью, именуемая подзародышевой полостью и соответствующая на данной стадии развития бластоцелю

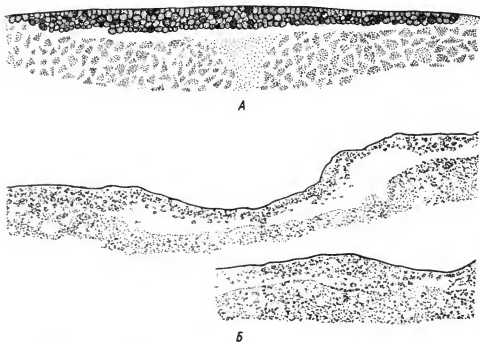


Рис. 43. Дискобластула и ранняя гастрюла в отложенном, но не насиженном курином яйце (А — по Лиали; Б — ориг.).
А — дискобластула; Б — ранняя гастрюла (первая фаза гастрюляции).

бластулы ланцетника и амфибий. Так получается стадия дискобластулы. Крыша этой бластулы представлена бластодиском, дно — нераздробившейся массой желтка с разбросанными в ней блуждающими ядрами, бластоцель — подзародышевой полостью (рис. 43. А).

ГАСТРЮЛЯЦИЯ: ПЕРВАЯ ФАЗА

Затем начинается гастрюляция. Первая фаза гастрюляции у курицы обычно начинается еще до откладки яйца и завершается с началом насиживания или инкубации. Вторая фаза всегда имеет место в течение второй половины первых суток инкубации.

Первая фаза гастрюляции заключается в обособлении внутреннего зародышевого листка — энтодермы и в возникновении, таким образом, двуслойности зародышевого диска (см. рис. 43, Б).

Процесс этот различными исследователями описывался и трактовался очень по-разному. Многие эмбриологи пытались найти сходство в процессах гастрюляции у птиц и у низших позвоночных и описывали подворачивание заднего края бластодиска, который в таких случаях трактовался как дорсальная губа бластопора. Другие принимали складки бластодиска, возникающие при подсыхании яйца или в процессе его гистологической обработки (фиксация, заливка), за «множественный бластопор» и считали, что энтодерма возникает путем слияния в единый внутренний листок этих погрузившихся путем втягивания участков бластодиска. Однако наблюдения, произведенные с применением метода маркировки, показали, что никаких втягиваний или подворачиваний бластодиска в первой фазе гастрюляции не происходит.

Энтодерма обособляется путем деламинации (отщепления). Верхний слой клеток дискобластулы приобретает эпителиоподобный вид, так как клетки этого слоя принимают призматическую форму и выстраиваются в один более или менее правильный ряд. Нижележащие клетки сохраняют округлую или неправильную форму и на первых порах беспорядочное расположение. Между клетками верхнего и нижележащих слоев возникает все более отчетливая граница или, точнее, щель. Отдельные клетки наружного слоя первое время могут выклиниваться из состава пласта вниз и присоединяться к нижележащим слоям клеток. Таким образом, к деламинации присоединяется еще (правда, слабо выраженный) процесс иммиграции. Затем это выклинивание прекращается, оба слоя становятся резко обособленными друг от друга, а клетки нижележащих слоев в силу некоторого расплывания бластодиска по поверхности желтка выстраиваются в один неправильный ряд. Часть клеток остается лежать на дне подзародышевой полости. Кроме митотического размножения уже образовавшихся клеток обоих листков, происходит обособление новых клеток от содержащего свободные ядра желточного дна подзародышевой полости. Постепенно этот процесс обособления клеток энтодермы от дна подзародышевой полости также затухает, и дальнейшее образование клеток энтодермы идет только путем их размножения¹.

В отложении, но еще не насиженном курином яйце бластодиск, при взгляде на него с поверхности, имеет две зоны: более темную, желтоватую, внутреннюю и более светлую, беловатую, наружную, имеющую форму кольца (рис. 44, А). В центре внутренней зоны нередко видно еще маленькое беловатое пятнышко; это — просвечивающее «пандерово ядро» (см. выше). При просматривании снятого с яйца бластодиска в проходящем свете внутренняя зона, наоборот, представляется более светлой, прозрачной и потому получила название *area pellucida* (просвечивающая область). Наружная же кольцевидная зона в проходящем свете оказывается более темной в силу своей большей толщины и непрозрачности и потому называется *area opaca* (темная область).

Такое строение бластодиска объясняется неодинаковым строением энтодермы в его центральной и периферической частях. В центральной области (*area pellucida*) энтодерма в отложении, но еще не насиженном яйце представлена разрозненными округлыми клетками, свободно взвешенными в жидкости подзародышевой полости и лишь местами образующими неправильный прерывистый тонкий слой (см. рис. 44, Б). В периферических же участках зародышевого диска (*area opaca*) энто-

¹ Процесс обособления клеток энтодермы от желточного дна подзародышевой полости не имеет ничего общего с ошибочно описанным М. Д. Лавдовским и О. Б. Лепешинской образованием клеток из желточных шаров. Как желтые, так и белые желточные шары представляют собой крупные трофические включения яйцеклетки. Поблизости от бластодиска между желточными шарами имеется еще достаточное количество прослойки живой образовательной цитоплазмы. Там, где оказываются в этой желточно-протоплазматической массе жизнеспособные свободные ядра, являющиеся потомками ядра оплодотворенной яйцеклетки и представляющие обязательный результат неполного, дискондального деления, всегда имеется возможность обособления вокруг такого ядра некоторой желточно-протоплазматической территории в форме клетки, которая и присоединяется к другим, уже имеющимся энтодермальным клеткам. Этот процесс является прямым продолжением обособления клеток путем деления неполостью обособленных от желтка бластомеров (см. выше), и он затухает лишь тогда, когда оказывается исчерпанным запас образовательной цитоплазмы (содержащей желточные включения) и свободных жизнеспособных ядер, иначе говоря, когда этот процесс остаточного деления достигает желтка, не способного к делению. Что касается ядроподобных телец в составе белых желточных шаров, то эти тельца лишь имитируют при поверхностном рассмотрении клеточные ядра, а на деле представляют собой шарики трофического белка, содержащие рибонуклеиновую кислоту.

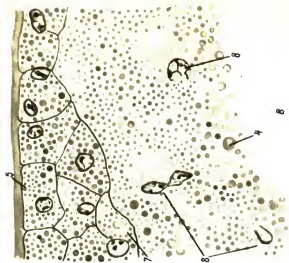
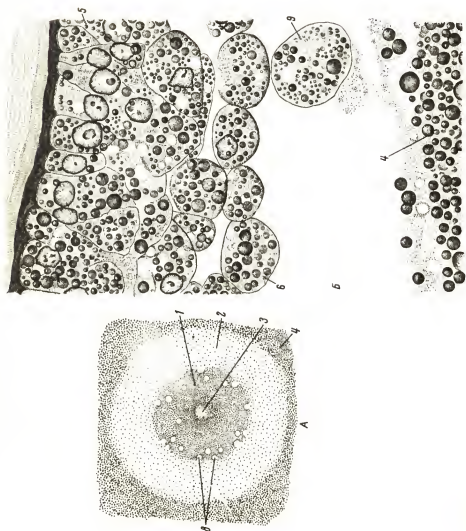


Рис. 44. Area opaca и area pellucida куриного blastodiska (ориг.).

A — blastоникс отложенного, но не инстинного куриногo яйца, вид с поверхности; *B* — *area pellucida*, негипертонический разрез; *B* — *area opaca*, гипертонический разрез; *I* — *area pellucida*; *2* — *area opaca*; *3* — пигментное ядро; *4* — желток; *5* — наружный зародышевый листок; *6* — внутренняя энтодерма; *7* — желточная энтодерма; *8* — мезонотий; *9* — пигментные зернышки желтогоны шарм (гастромеры).

дермальные клетки несколькими плотно сомкнутыми слоями налегают на желток (см. рис. 44, В). Энтодерма в *area pellucida* представляет собой кишечную энтодерму, позднее дающую начало эпителию кишечной трубки. Ее клетки не столь крупны, не столь богаты желтком и в силу свободной взвешенности в жидкости имеют округлую форму. Энтодерма в *area* ораса является желточной энтодермой, которая в процессе инкубации обрастает желток и дает начало провизорному эпителию желточного мешка. Клетки желточной энтодермы крупнее и богаче желтком, чем клетки кишечной энтодермы, и в силу их плотной сомкнутости имеют форму неправильных многогранников.

Уже в первые часы инкубации клетки кишечной энтодермы смыкаются в более правильную однослойную пластинку, а желточная энтодерма, быстро дифференцируясь в желточный эпителий, своим менее дифференцированным наружным краем начинает вместе с налегающей на нее внезародышевой энтодермой нарастать на желток.

Формирование энтодермы как самостоятельного внутреннего слоя бластодиска и есть содержание первой фазы гастрюляции. Мы видели, что у ланцетника вся энтодерма является кишечной и образуется путем впячивания. У амфибий двуслойность зародыша возникает путем комбинации впячивания с обрастанием (эпиболией). При этом у некоторых из них наряду с кишечной энтодермой в зачаточном виде представлена и желточная энтодерма, поскольку часть клеток дна первичной кишки не идет на образование эпителия кишечной трубки, а расходуются на обеспечение питания зародыша. У рыб имеются резко отличающиеся кишечная и желточная энтодерма. Первая идет на образование кишечника зародыша, вторая дает начало эпителию желточного мешка, обслуживающему трофику зародыша. При этом у костистых кишечная и желточная энтодерма возникают неодинаковым способом: кишечная — путем подворачивания заднего края бластодиска, желточная еще до этого процесса подворачивания, путем деламинации (расслоения) бластодиска. Наконец, у рептилий и птиц вся энтодерма — и желточная, и кишечная — возникают путем деламинации¹. Так в ходе эволюции позвоночных в связи с переходом от полного дробления к частичному дискоидальному произошло изменение способа обособления энтодермы: инвагинация постепенно заменилась деламинацией. При этом акуловые и костистые рыбы, хотя и являются боковой ветвью эволюции и, разумеется, не стоят на филогенетическом пути, ведущем от амфибий к высшим позвоночным, однако позволяют представить, через какие переходные этапы могла происходить замена способа гастрюляции, существующего у ганойдных рыб и амфибий, тем способом, который представлен у рептилий, птиц и млекопитающих. При всем многообразии способов, какими у разных позвоночных совершается первая фаза гастрюляции, сущность ее всюду остается одной и той же: это — превращение однослойного зародыша в двуслойного, обособление внутреннего зародышевого листка — энтодермы.

ГАСТРЮЛЯЦИЯ: ВТОРАЯ ФАЗА

Существенные изменения претерпела в филогенезе позвоночных и вторая фаза гастрюляции. Суть ее и у высших позвоночных осталась той же, что у ланцетника и низших позвоночных: увеличение

¹ Исследование образования энтодермы у голубя с помощью маркировки сульфатом нильского синего показало, что и у птенцовых птиц этот процесс осуществляется путем деламинации (Петер). Энтодерма не подворачивается на заднем краю зародышевого диска и не растет вперед, постепенно подстилая весь бластодиск, а отщепляется от бластодиска сразу на всем его протяжении в первые часы инкубации.

числа слоев зародыша и образование осевого комплекса зачатков. Однако в силу изменения строения бластулы изменился способ, которым достигается этот конечный результат гастрюляционного процесса. Рассмотрим протекание второй фазы гастрюляции на примере куриного зародыша, наиболее полно изученного методами маркировки и микрокиосъемки. Сказанное о курином зародыше будет в основном относиться ко всем птицам и млекопитающим. Некоторые отличительные особенности гастрюляции у рептилий будут отмечены особо.

В ходе насиживания центральная часть *area pellucida* делается толще, так как клетки наружного слоя бластодиска в этой области, усиленно размножаясь и плотнее смыкаясь друг с другом, становятся более высокими. Ядра их располагаются на разных уровнях, что создает впечатление многорядности (ложная многорядность). Утолщенный участок

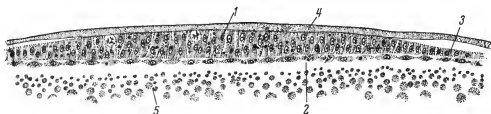


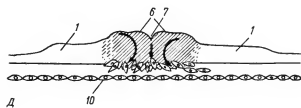
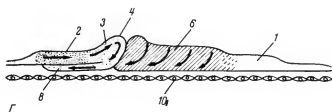
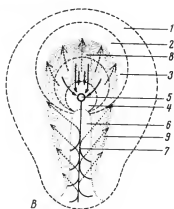
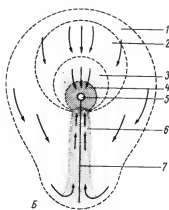
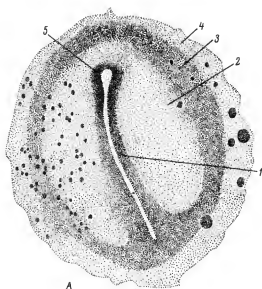
Рис. 45. Зародышевый щиток бластодиска куриного яйца (вертикальный разрез) (Ориг. рис. З. Д. Земцовой).

1 — наружный листок зародышевого щитка; 2 — внутренний листок зародышевого щитка (кишечная энтодерма); 3 — внезародышевая эктодерма периферических участков *area pellucida*; 4 — желточная оболочка; 5 — желток.

бластодиска (включая и наружный, и внутренний листки) называется зародышевым щитком (рис. 45), так как представляет собой именно тот материал, из которого образуется тело самого зародыша. Остальные, более периферические участки *area pellucida* и вся *area* ораса представляют собой внезародышевые части бластодиска. Таким образом, у птиц в отличие от рыб зародыш с самого начала развивается не в краевом, а в центральном положении по отношению к бластодиску. Это объясняется тем, что еще до начала формирования зародышевого щитка края бластодиска (в том числе и задний край) успевают нарасти на желток, и подворачивание заднего края становится невозможным.

Далее начинается активное перемещение клеточного материала зародышевого щитка в направлении от одного из его краев к противоположному, как выясняется из дальнейшего хода развития — от переднего края к заднему. Клеточные потоки особенно быстро перемещаются по краям зародышевого щитка, и потому они быстрее достигают заднего края щитка, чем клеточный материал, движущийся более коротким путем в медиальных участках щитка. Встретившись в медиальном участке заднего края щитка, эти клеточные потоки поворачивают по средней линии щитка кпереди и начинают теперь двигаться от заднего края щитка вперед, навстречу движущемуся более медленно клеточному материалу передних участков бластодиска¹. Встретившиеся справа

¹ В эмбриологической литературе это движение клеточных потоков сначала по краям бластодиска назад, а затем по средней линии вперед сравнивается с фигурой полонеза (*Polonäseströmung*).



и слева клеточные потоки образуют по средней линии зародышевого щитка утолщенную клеточную полосу, которая постепенно удлиняется в направлении от заднего края щитка кпереди. Это — так называемая первичная полоска (рис. 46, Б; рис. 47). Передний конец ее, продвигаясь вперед, встречается с движущимися спереди назад клеточными потоками, и в месте встречи возникает еще более плотное клеточное скопление в виде бугорка, слегка возвышающегося над уровнем зародышевого щитка. Это — так называемый первичный, или гензеневский, узелок.

Применение метода маркировки позволило и здесь составить карту презумптивных участков зародышевого щитка (см. рис. 46). Выяснилось, что к моменту образования первичной полоски кпереди от первичного узелка находится материал хордальной пластинки. Он спереди опоясан серповидным участком, представляющим презумптивную нервную пластинку. Первичная полоска представляет собой презумптивный материал мезодермы. Вся остальная поверхность наружного зародышевого листка представляет эктодерму (в составе зародышевого щитка — кожную, в более периферических участках *area pellucida* и в *area orasa* — внезародышевую). Что касается энтодермы, то она, как это было показано в предыдущем изложении, при взгляде сверху на зародышевый диск не видна, так как уже успела к моменту откладки яйца обособиться в виде отдельного внутреннего зародышевого листка.

На вершине первичного узелка появляется углубление — первичная ямка. По средней линии первичной полоски возникает первичная бороздка, являющаяся продолжением первичной ямки. Передний край первичной ямки представляет собой дорсальную губу blastopora, а края первичной бороздки (т. е. правая и левая половины первичной полоски) — боковые губы. Следовательно, blastopore щелевиден и представлен первичной ямкой и первичной бороздкой.

На первый взгляд, такое расположение презумптивных участков и их отношение к blastopore имеет мало общего с тем, что наблюдается у амфибий. Однако если сравнить план презумптивных участков blastostylus амфибий при взгляде со стороны вегетативного полюса и план презумптивных участков в зародышевом щитке куриного яйца, то становится ясным, что основное отличие сводится к тому, что в первом случае энтодерма находится снаружи, образуя находящееся в центре вегетативной части blastostylus светлое крупноклеточное поле, тогда как во втором случае энтодерма уже находится внутри (первая фаза gastrulation). Картина станет вполне сходной, если мы представим себе, что в blastostylus лягушки энтодерма ушла внутрь, а blastopore замкнулся не концентрически, как это имеет место в действительности, а стал щелевидным вследствие сближения его боковых губ. Тогда боковые

Рис. 46. Общий вид первичной полоски с поверхности, формирование головного отростка и план презумптивных участков blastostylus куриного яйца после образования первичной полоски (А — ориг. рис. З. Д. Земцовой, Б — Д — схемы, скомбинированные по данным Грэпера, Ветцеля и др.).

А — вид первичной полоски с поверхности: 1 — первичная полоска; 2 — зародышевый щиток; 3 — периферическая (внезародышевая) часть *area pellucida*; 4 — *area orasa*; 5 — гензеневский узел. Б — план презумптивных участков blastostylus куриного яйца после образования первичной полоски. Стрелками обозначены направления перемещений клеточного материала, приводящих к образованию первичной полоски и гензеневского узелка. В — схема перемещения клеточного материала в зародышевом щитке во второй фазе gastrulation. Г — то же на сагиттальном разрезе. Д — то же на поперечном разрезе изадн от гензеневского узелка: 1 — эктодерма зародышевого щитка; 2 — презумптивный материал нервной пластинки; 3 — презумптивный материал хордальной пластинки; 4 — гензеневский узелок; 5 — первичная ямка; 6 — первичная полоска; 7 — первичная бороздка; 8 — головной отросток; 9 — просветившаяся через эктодерму мезодерма, погружающаяся внутрь; 10 — энтодерма. Сплошные стрелки на В обозначают направление перемещения материала в составе наружного (до погружения), пунктирные — в составе среднего листка (после погружения).

губы blastopora и дали бы картину первичной полоски, а расположение остальных презумптивных участков по отношению к blastopore полностью совпало бы с тем, что имеется в blastodiscе птицы.

Дальнейшие перемещения материала (см. рис. 46, B), лежащего кпереди от первичного узелка, приводят к тому, что передний край первичной ямки, подобно серповидной бороздке у лягушки, надвигается на лежащий кзади материал, так что blastopore начинает замыкаться в направлении спереди назад. При этом, естественно, хордальная пла-

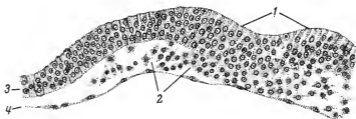


Рис. 47. Поперечный разрез куриного зародыша на стадии первичной полоски (17½ ч инкубации). Разрез на уровне переднего конца первичной полоски (по Лилли).

1 — первичная полоска; 2 — клетки мезодермы, мигрирующие вниз (в промежуток между наружным и внутренним зародышевыми листками) и латерально; 3 — эктодерма; 4 — энтодерма.

стинка, находящаяся непосредственно кпереди от первичного узелка, подворачивается через переднюю, или дорсальную, губу blastopora (т. е. передний край первичной ямки) и переходит в состав внутреннего листка образующейся складки (губы blastopora). Она ложится, таким

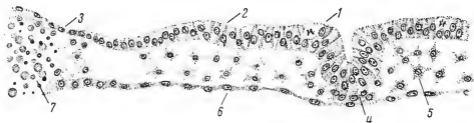


Рис. 48. Поперечный разрез 24-часового куриного зародыша кпереди от гензеновского узелка (трехслойное строение зародыша, осевой комплекс зачатков) (ориг. рис. З. Д. Земцовой).

1 — нервная пластинка, образование нервного желобка; 2 — кожная эктодерма; 3 — внезародышевая эктодерма; 4 — головной отросток; 5 — мезодерма; 6 — кишечная энтодерма; 7 — желточная энтодерма.

образом, в промежуток между наружным и внутренним зародышевыми листками и по мере дальнейшего продвижения края первичной ямки кзади удлиняется в виде узкого клеточного тяжа, называемого головным (точнее, хордальным) отростком. По мере удлинения хордального отростка первичная полоска соответственно укорачивается, так как она все более прикрывается сверху нарастающей на нее дорсальной губой blastopora, а с другой стороны — материал первичной полоски сам начинает погружаться внутрь, подворачиваясь через края первичной

бороздки (т. е. через боковые губы бластопора) и, проникая в промежуток между наружным и внутренним зародышевыми листками, распространяется в стороны и вперед, ложась по бокам хордального отростка. В конце концов весь материал хордальной пластинки и первичной полосы уходит в состав среднего зародышевого слоя. Снаружи остаются только нервная пластинка (сильно вытянувшаяся в длину и достигшая дорсальной губы бластопора, т. е. занявшая то место, где ранее находилась хордальная пластинка) и кожная эктодерма, по краям зародышевого щитка переходящая во внезародышевую эктодерму.

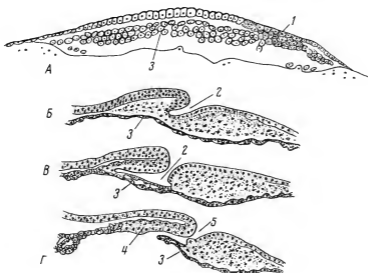


Рис. 49. Вторая фаза гастрюляции у рептилий (ящерица), сагиттальные разрезы (по Боннэ и Венкебаху, из П. П. Иванова). А — Г — четыре последовательные стадии процесса. 1 — первичная пластинка; 2 — гастральное вдавление; 3 — эктодерма; 4 — хорда; 5 — нервно-кишечный канал.

В составе среднего зародышевого листка оказываются хордальный отросток, подстилающий нервную пластинку, и слева и справа от него — материал мезодермы. Так возникает типичный для хордовых осевой комплекс зачатков (рис. 48).

Внутренний зародышевый листок по-прежнему представлен энтодермой, но, кроме того, в его составе оказывается небольшой участок материала, погрузившегося в ходе гастрюляции через переднюю губу бластопора — прехордальная пластинка. Это происходит вследствие того, что первичная ямка, углубляясь, в конце концов продырявливает насквозь бластодиск, открываясь в находившуюся под энтодермой подзародышевую полость. С момента обособления энтодермы эта полость соответствует не бластоцелю, а кишечной полости; бластоцелем же становится щелевидная полость между зародышевыми листками. Материал различных зародышевых листков в области сквозной первичной ямки приходит в непосредственное соприкосновение, и часть материала наружного зародышевого листка переходит не вполне еще выясненным способом в состав внутреннего листка, образуя

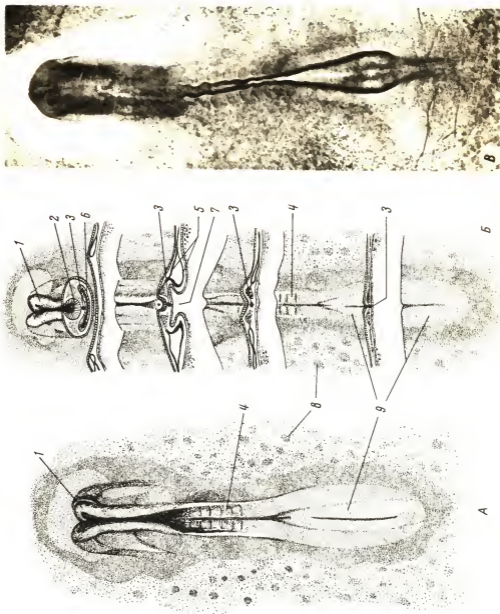


Рис. 50. Сегментация мезодермы у куриного зародыша (А и Б — 30 ч инкубации, 8 пар сомитов, из Хюттнера; В — 12 пар сомитов, фотография с препарата З. Д. Земцовой).

А и В — общий вид зародыша с пояснениями; Б — серия разрезного же зародыша на четырех различных уровнях. 1 — нервные валики; 2 — нервный желобок; 3 — хорда; 4 — висцеральный листок спланхнотомов; 5 — паритетальный листок среднего отдела кишки; 6 — кровяные островки; 7 — остаток перитонийной полости.

прехордальную пластинку. Как и у амфибий, эта пластинка является зачатком эпителиальной выстилки переднего отдела пищеварительного тракта и двух первых пар мезодермальных сегментов (сомитов).

Все сказанное ранее свидетельствует, что, как и у низших позвоночных, вторая фаза гаструляции у птиц осуществляется путем перемещений материала, но здесь эти перемещения значительно сложнее. Промежуточный характер носит вторая фаза гаструляции у рептилий. Здесь не образуется первичной полоски и первичного узелка, а вместо них возникает единая первичная пластинка (рис. 49, А). Она про-

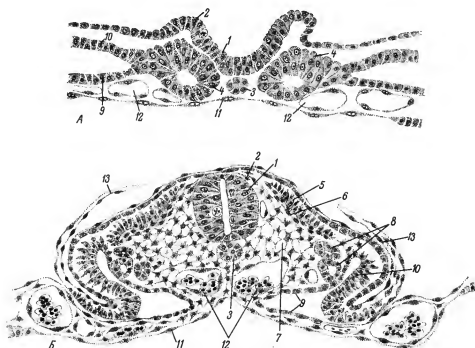


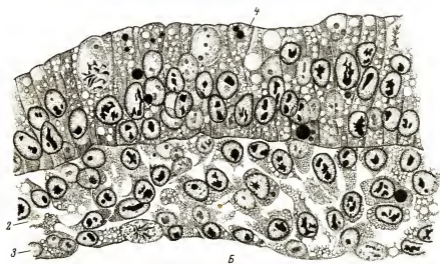
Рис. 51. Поперечные разрезы куриных зародышей на разных стадиях развития (ориг. рис. З. Д. Земцовой).

А — полуторазневный зародыш; Б — трехневный зародыш. 1 — нервный желобок (А) и нервная трубка (Б); 2 — первые валики (А) и ганглиозная пластинка (Б); 3 — хорда; 4 — сомиты; 5 — дерматом; 6 — миотом; 7 — склеротом; 8 — нефротом; 9 — салланкнотом, висцеральный листок; 10 — то же, париетальный листок; 11 — кишечная энтодерма; 12 — аорта; 13 — амнион.

гибается и образует мешковидное впячивание, обращенное слепым концом вперед, в промежуток между наружным и внутренним зародышевыми листками (см. рис. 49, Б). Крыша этого мешковидного впячивания представляет хордомезодерму. Дно, прилегающее к энтодерме, прорывается вместе с прилегающим к нему участком энтодермы, и, таким образом, мешковидное впячивание как бы открывается в гастрощель. Край крышки этого впячивания смыкаются с краями прорвавшейся энтодермы, и получаются отношения, напоминающие то, что имеется в бластуре лацетника; однако очень скоро энтодерма смыкается под хордомезодермой и мезодерма начинается, как у амфибий, вращать в промежуток между экто- и энтодермой своими свободными теперь краями.

Таким образом, гаструляция у рептилий во многом напоминает гаструляцию у лацетника и амфибий. У них происходит типичная инвагинация, причем материал хорды и мезодермы, как у лацетника, инвагинирует вместе, но, как у амфибий, мезодерма рано отделяется от энтодермы. У птиц хорда и мезодерма инвагинируют отдельно и лишь вторично вступают в контакт, причем мезодерма и хорда ни на одной из стадий не связаны с энтодермой и складываются независимо от нее.

Мезодерма распространяется из центральных частей зародышевого диска, где она образовалась за счет материала первичной полоски,



в периферические, вырастает в промежуток между внезародышевыми эктодермой и энтодермой и участвует в обрастании желтка.

Итак, конечным итогом второй фазы гастрюляции у рептилий и птиц, как и у других позвоночных, является превращение двуслойного зародыша в трехслойного и формирование осевого комплекса зачатков.

ФОРМИРОВАНИЕ И ДИФФЕРЕНЦИРОВКА ЗАЧАТКОВ ОРГАНОВ

Дальнейшее формирование зачатков органов и дифференцировка их клеточного материала происходят сходно с тем, как у других, ранее рассмотренных позвоночных (рис. 50—54). Нервная пластинка образует желобок, а затем свертывается в трубку и погружается под кожную эктодерму, причем замыкание нервной трубки и срастание нервных валиков, как и у амфибий, распространяется от переднего конца тела (точнее, несколько отступя от переднего конца) в каудальном направлении (см. рис. 50 и 52). Мезодерма дифференцируется на занимающие наиболее осевое положение (по бокам от нервной трубки и хорды) сомиты, лежащие латеральные нефротомы и наиболее латерально расположенные спланхнотомы («боковые пластинки»). Сомиты и нефротомы представляют сегментированную часть мезодермы, причем сегментация, т. е. обособление все новых пар сомитов и нефротомов, распространяется спереди назад (см. рис. 50 и 51). Спланхнотомы не сегментируются и своими разрыхленными краями непосредственно продолжают во внезародышевую мезодерму. Как в зародышевой, так и во внезародышевой частях бластодиска спланхнотомы расслаиваются на висцеральный и париетальный листки с щелевидной целомической полостью между ними (см. рис. 53).

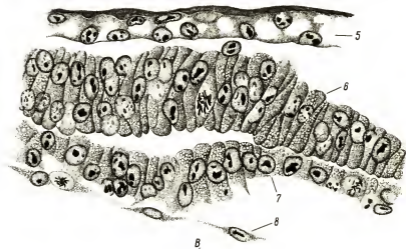
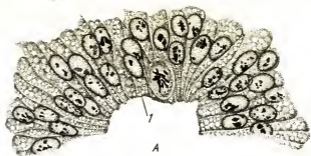
Энтодерма первоначально представлена совершенно плоской пластинкой клеток, распластанной над заполненной жидкостью подзародышевой полостью. Лишь позднее, когда зародыш начинает приподниматься над желтком, становясь более объемным, и обособляться от внезародышевых частей бластодиска, энтодермальная пластинка выгибается кверху, образуя под хордой кишечный желобок (см. рис. 50). Еще позже кишечный желобок сворачивается в кишечную трубку (см. рис. 54), образование которой начинается на переднем (см. рис. 50) и затем на заднем конце тела и постепенно распространяется от обоих концов к середине. Таким образом, если вначале кишка широко открыта по всей своей длине в сторону желтка, то затем сообщение ее с желтком становится все более узким.

ОБОСОБЛЕНИЕ ТЕЛА ЗАРОДЫША ОТ ВНЕЗАРОДЫШЕВЫХ ЧАСТЕЙ БЛАСТОДИСКА И ФОРМИРОВАНИЕ ЖЕЛТОЧНОГО МЕШКА

Как и у селахий, у птиц в связи с накоплением в яйце в ходе оогенеза большого количества желтка в эмбриогенезе формируется желточный мешок — провизорный орган, выполняющий функцию переварива-

Рис. 52. Дифференцировка клеточного материала эмбриональных зачатков куриного зародыша (ориг.).

А — часть поперечного разреза 24-часового куриного зародыша, латеральный участок; Б — то же, более медиальный участок; В — поперечный разрез нервной трубки двухдневного куриного зародыша. 1 — кожная эктодерма; 2 — мезодерма; 3 — кишечная энтодерма; 4 — нервная пластинка; 5 — нервная трубка; 6 — ганглиозная пластинка.



ния и всасывания желтка и одновременно служащий на ранних стадиях развития первым кроветворным органом и органом дыхания. Как и у селакхий, желточный мешок возникает путем обрастания желтка бластодиском; однако у птиц эктодерма и париетальная мезодерма внезародышевых частей бластодиска отходят к особой, отсутствующей у рыб, внезародышевой оболочке — серозной (см. ниже), и поэтому стенка желточного мешка состоит только из занимающей более наружное положение висцеральной мезодермы и внутреннего листка — энтодермы (рис. 55 и 56). Внутренний листок, как уже говорилось, дифференцируется в особый, высокоспециализированный желточный эпителий, клетки которого вырабатывают в полость мешка ферменты, расщепляющие желток, и всасывают продукты расщепления желтка. В висцеральном листке мезодермы возникают в виде скоплений клеток так называемые кровяные островки. Их внутренние клетки превращаются в первичные эритроциты, а наружные, уплощаясь, образуют эндотелий сосудистой стенки. Сливаясь друг с другом в сеть тяжей, кровяные островки дают начало одновременно и первым кровеносным сосудам, и содержащимся в них кровяным клеткам. И кровь, и сосуды в стенке желточного мешка образуются раньше, чем в теле зародыша. Зародышевые сосуды возникают в виде полых трубок, не содержащих кровяных клеток. Лишь когда зародышевые и внезародышевые сосуды соединятся в общее русло, образуется и начинает сокращаться сердце, возникает кровоток — тогда кровь поступает из желточного мешка в тело зародыша. Только позднее в теле самого зародыша также возникают очаги кроветворения (в печени, селезенке, а затем в костном мозге).

Обрастание желтка не доходит до конца, и замкнутого желточного мешка в отличие от рыб не образуется. Желточное содержимое мешка постепенно расходуется, вследствие этого желточный мешок сморщивается. Его энтодермальный эпителий образует складки, врастающие в желток. Продукты расщепления желтка, всасываемые в кровь при помощи сосудов желточного круга кровообращения, транспортируются к зародышу и расходуются на его рост и развитие. Но уже в начале формирования желточного мешка начинается процесс обособления зародыша от внезародышевых частей бластодиска. Вследствие образования нервной трубки, хорды и кишечного желобка зародыш из плоского становится объемным, приподнимается над поверхностью разрастающегося бластодиска и затем начинает отделяться от него кольцевидным перехватом — «туловищной складкой». Раньше всего обособляется головной конец, затем хвостовой, и процесс распространяется с обоих концов к середине тела. В конце концов связь между зародышем и желточным мешком принимает вид узкого и длинного пупочного канатика, в центре которого проходят желточный проток, связывающий полость формирующейся кишечной трубки с полостью желточного мешка, и желточные сосуды.

Незадолго до вылупления цыпленка из яйца сморщившийся и содержащий уже немного желтка желточный мешок втягивается в брюшную полость через пупочное отверстие, которое быстро зарастает, и, постепенно уменьшаясь в размерах, остается некоторое время в виде

Рис. 53. Дифференцировка мезодермы куриного зародыша (ориг.).

А — сомит полуторакливого зародыша; Б — сомит 54-часового зародыша; В — спланикотом полуторакливого зародыша, 1 — недифференцированный сомит; 2 — дерматом; 3 — миотом; 4 — склеротом; 5 — кожная эктодерма; 6 — париетальный листок спланикотомы; 7 — висцеральный листок спланикотомы; 8 — кишечная энтодерма; 9 — нервная трубка.

железистого придатка на вентральной стенке кишечника. Запаса желтка хватает на питание цыпленка в течение четырех дней после вылупления. Но сам желточный мешок окончательно редуцируется только через месяц.

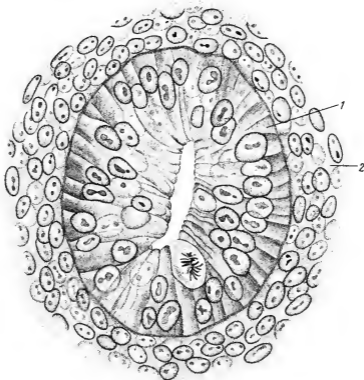


Рис. 54. Кишечная трубка 4-дневного куриного зародыша (ориг.).

1 — энтодермальная кишечная трубка; 2 — уплотненная мезенхима.

ЗАРОДЫШЕВЫЕ ОБОЛОЧКИ

Если у рыб с меробластическими яйцами единственной «внезародышевой» частью является желточный мешок, то у высших позвоночных, кроме желточного мешка, развиваются еще так называемые зародышевые оболочки — амнион, сероза и аллантоис (см. рис. 55 и 56). Их появление связано с переходом к развитию на суше в воздушной (а не водной) среде. Лишившись наиболее благоприятной для его существования и развития водной среды, зародыш (в теле которого вода составляет на ранних стадиях до 95%) был «вынужден» выработать в ходе эволюции специальное приспособление — оболочку, в полости которой скапливается жидкость, заменяющая зародышу водную среду. Эта оболочка получила название водной оболочки, или амниона. снабжение развивающегося зародыша кислородом и удаление из его тела отходов обмена веществ взял на себя другой новый провизорный орган — аллантоис. Наиболее характерной из этих оболочек является амнион (по-гречески *amnion* — чаша); от нее все высшие позвоночные получили название *Amniota* (т. е. снабженные амнионом), тогда

как низшие позвоночные обозначаются как *Apatnia* (лишенные амниона).

Амнион у куриного зародыша начинает возникать в виде складки внезародышевой эктодермы и подстилающего ее париетального листка мезодермы (см. рис. 51, Б и 55, А). Эта складка возникает несколько отступя от зародыша, сначала опоясывая его головной конец, а затем обращенные назад края этой складки все более распространяются кзади, и в конце концов весь зародыш оказывается окруженным кольцевидной складкой, вначале низкой напоподобие краев блюда, затем все более высокой, как стенки чаши (откуда и название органа).

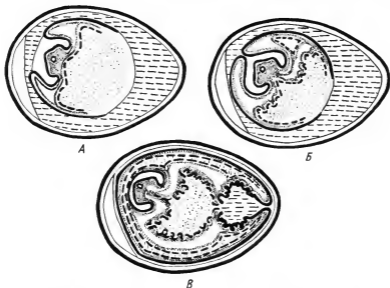
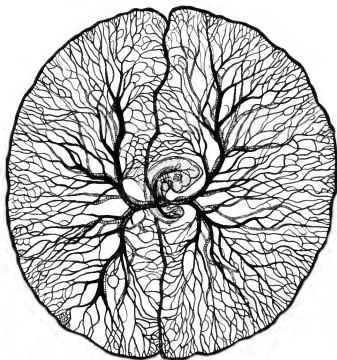


Рис. 55. Схема развития желточного мешка и зародышевых оболочек у птиц (по Корнингу, из А. А. Заварзина).

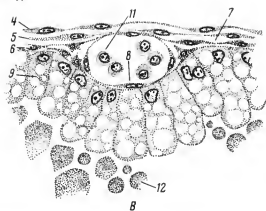
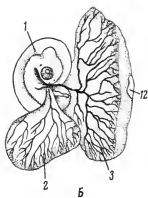
А — обрастание желтка тремя листками бластодиска и возникновение амниотических складок; Б — более поздняя стадия обрастания желтка, смыкание амниотических складок, врастание аллантоса между амнионом и серозой; В — закрытая амниотическая полость, завершение обрастания желтка, максимальное разрастание аллантоса, окружение белка серозой. Эктодерма обозначена жирной черной линией, энтодерма (и эпителий аллантоса) — жирным пунктиром, мезодерма — густыми точками, желток — редкими точками, белок — тонкими черточками.

На переднем конце амниотическая складка нарастает над головой зародыша напоподобие капюшона, затем правая и левая складки сближаются над зародышем и срastaются друг с другом. Это срастание распространяется в каудальном направлении. Над хвостовым концом зародыша также возникает капюшонообразная складка, и начинается срастание краев складки навстречу идущему спереди. В конце концов весь зародыш оказывается скрытым под сросшимися над ним амниотическими складками, хотя и просвечивает сквозь них благодаря их прозрачности. При срастании амниотических складок эктодерма срastaется с эктодермой, мезодерма — с мезодермой (см. рис. 55, Б, В). Образование амниона в форме срастающихся складок представляет филогенетически первичный способ, свойственный большинству высших позвоночных.

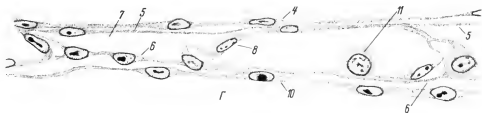
Поскольку амнион возникает в виде складки, а складка имеет два листка — наружный и внутренний (из которых каждый состоит из эктодермы и париетальной мезодермы), то возникают одновременно две



A



B



оболочки. Внутренний листок амниотической складки, обращенный эктодермальным слоем к зародышу, а мезодермальным — наружу, и есть амнион. Он окружает амниотическую полость, которая заполняется жидкостью, секретируемой эктодермальным амниотическим эпителием. Наружный листок амниотической складки, обращенный мезодермой внутрь (к амниону), а эктодермой — наружу, представляет собой серозную оболочку, или серозу. Образование серозы является, если можно так выразиться, неизбежным «автоматическим» результатом развития амниона путем возникновения амниотической складки. Эктодерма и париетальная мезодерма серозы непосредственно продолжают в эктодерму и париетальную мезодерму разрастающейся по желтку внезародышевой части бластодиска и покрывают желточный мешок, стенка которого, как уже говорилось, представлена висцеральной мезодермой и желточной энтодермой.

Функциональное значение амниона заключается прежде всего в создании жидкой среды для развивающегося зародыша (отсюда удачное русское название амниона — водная оболочка). Амнион вначале довольно плотно прилежит к телу зародыша, но затем, по мере накопления амниотической жидкости, амниотическая полость становится более объемистой, и зародыш на поздних стадиях своего развития довольно свободно совершает в ней вращательные и иные движения, будучи связан со стенкой амниотической полости с помощью пупочного канатика, в котором проходят кровеносные сосуды и желточный проток. Эктодерма (точнее, эпидермис) зародыша непосредственно переходит в эктодермальный эпителий пупочного канатика, а этот последний — в эпителий амниона. Амниотическая жидкость защищает зародыша от механических повреждений, толчков, высыхания и т. д.

Ясно, что функция амниона — создание вокруг зародыша замкнутой полости, заполненной жидкостью — осуществима лишь при полном развитии амниона. Возникает вопрос: каким же образом в процессе эволюции мог выработаться такой орган, как амнион, если известно, что естественный отбор закрепляет только функционально полезные для вида наследственные изменения? Ведь начальные и средние этапы формирования амниона не могут обеспечить той функции, которая определяет полезность этого образования для развивающегося зародыша.

Объяснение факта появления амниона у первых высших позвоночных в форме сначала незамкнутых амниотических складок мы находим при изучении развития рептилий.

У примитивных рептилий (ящерицы, змеи) яйца лишены белковой оболочки и желток с зародышевым диском вплотную прилежит к подскорлуповым пленкам и скорлупе. Последние даже у рептилий с кожистой скорлупой представляют собой плотные неподатливые образования. Когда наступает обособление тела зародыша от внезародышевых частей бластодиска (от стенки желточного мешка), то зародышу, в противоположность зародышам костистых рыб, некуда приподниматься над желтком: мешает скорлупа. Поэтому когда зародыш становится из плоского объемным, он, вместо того чтобы подниматься над желтком, погружается в желток, вдавливая в него близлежащие внезародышевые части бластодиска. Эти последние, образуя вследствие этого складки, смыкаются над зародышем и срастаются, образуя вокруг зародыша замкнутую полость, выстланную внезародышевой эктодермой. Обращенный наружу, к скорлупе, эктодермальный листок складки бластодиска представляет собой серозу, а листок, обращенный к зародышу — амнион. Как сероза, так и амнион у рептилий состоят вначале из одной эктодермы, мезодерма врастает между двумя эктодермаль-

Рис. 56. Желточный мешок, амнион и аллантоис куриного зародыша (А — из Хюттиера; Б — по Дювалю, из П. П. Иванова; В и Г — ориг.).

А — сосудистое поле (желточные сосуды) 4-дневного куриного зародыша; Б — желточный мешок, амнион и аллантоис 7-дневного куриного зародыша; В — участок стенки желточного мешка куриного зародыша; Г — участок переходной области между листками зародыша и желточным мешком. 1 — амнион; 2 — аллантоис; 3 — желточный мешок; 4 — внезародышевая эктодерма; 5 — париетальный листок мезодермы; 6 — висцеральный листок мезодермы; 7 — внезародышевый целом; 8 — эндотелий кровеносного сосуда; 9 — желточный эпителий; 10 — внезародышевая кишечная энтодерма; 11 — кровяные клетки; 12 — желток.

ными листками позднее и не всюду. Кроме того, амниотическая полость у рептилий остается очень тесной, зародыш как бы спеленут амионом. Таковы примитивные отношения, наблюдаемые у некоторых из современных рептилий. Это позволяет думать, что такие же отношения имели место и у тех вымерших рептилий, которые были первыми высшими позвоночными, появившимися на земле. По-видимому, появление амниотических складок было у этих животных неизбежным следствием отсутствия белковой оболочки, прилегания желтка и бластодиска к скорлупе и необходимости не приподнятия зародыша над желтком, а погружения его (и прилежащих частей бластодиска) в желток. Образовавшиеся при этом складки бластодиска на определенном этапе эволюции стали сростаться над зародышем, а образовавшаяся таким образом замкнутая полость оказалась полезным приспособлением, и ее образование у зародышей высших позвоночных наследственно закрепилось в процессе естественного отбора. Поэтому когда от рептилий произошли птицы, у которых в яйце появилась белковая оболочка и зародыш получил возможность подниматься над желтком, амниотические складки и развивающийся из них амион не исчезли, а, напротив, претерпели прогрессивное развитие: амниотическая полость стала более объемистой.

Что касается серозной оболочки, то она приобрела в процессе эволюции две важные функции: дыхательную и трофическую. Серозная оболочка в ходе эмбрионального развития прилегает более тесно к подскорлуповой пленке на тупом конце яйца, где имеется воздушная камера. Под серозную оболочку подрастают сосуды (аллантоиса, см. ниже), и она становится органом газообмена. Отношения эпителия серозы к сосудам напоминают те, которые наблюдаются в легких.

Белковая оболочка отдает в ходе эмбриогенеза значительную часть содержащейся в ней воды желтку. Желток становится более жидким, а белок, напротив, сильно загустевает, уменьшается в объеме и оттекает к острому концу яйца. Здесь он охватывается складками серозы, подрастающей сюда в процессе обрастания желтка. Эти складки серозы вместе с внутренней стенкой аллантоиса формируют белковый мешок. По старым данным Дюваля (1884), стенки белкового мешка образуют выросты — ворсинки, в которые врастают сосуды аллантоиса. Ферментативно расщепляя и всасывая белковую массу, сероза передает ее сосудам аллантоиса, а те транспортируют питательные вещества белковой оболочки с током крови к зародышу. Более новыми исследованиями (подробнее см. М. Н. Рагозина, 1961) показано, что начиная с 9-х суток инкубации куриный зародыш начинает заглатывать амниотическую жидкость, что совпадает с началом специфической тканевой дифференцировки кишечного эпителия. С 14-х по 16-е сутки белок перемещается через серозо-амниотический ход (соединение белкового мешка с амионом, имеющее форму канала) в амниотическую полость и примешивается к амниотической жидкости, благодаря чему вновь разжижается. К концу 18-х суток инкубации зародыш полностью завершает заглатывание белка и амниотической жидкости, смешавшихся друг с другом, тогда как запас желтка, как уже говорилось, сохраняется в желточном мешке значительно дольше.

Последнее образование, на котором необходимо остановиться, это — аллантоис (по-гречески *allans* — колбаса, *allantois* — колбасовидный). Он возникает в виде полого колбасообразного выроста вентральной стенки задней кишки (у куриного зародыша — в конце третьего дня инкубации) и состоит из эпителия задней кишки и покрывающей его снаружи висцеральной мезодермы с сосудами (см. рис. 55 и 56). Так как в состав вентральной стенки задней кишки (клоаки) до этого врастает эктодерма (из клоакальной перепонки), то и аллантоис образован не энтодермальным, а эктодермальным эпителием, который местами многослоен.

Аллантоис, быстро удлиняясь, врастает в еще широкое пупочное отверстие между висцеральной мезодермой желточного протока и па-

риетальной мезодермой амниона и распространяется, принимая мешковидную форму, между другими внезародышевыми частями во внезародышевом целоме. Он проникает в узкий промежуток между серозой и амнионом, серозой и желточным мешком. Прилегающий к серозе мезодермальный листок аллантоиса срастается с ее париетальным мезодермальным листком и снабжает его сосудами (хорионаллантоис). Благодаря сосудам аллантоиса, образующим второй (наряду с желточным), так называемый пупочный круг кровообращения, сероза и может выполнять как функцию газообмена (на тупом конце яйца у воздушной камеры), так и рассасывания белка (на остром конце яйца). Таким образом, аллантоис участвует своими сосудами в осуществлении дыхательной и трофической функций.

Однако наиболее характерной функцией аллантоиса у рептилий и птиц является выполняемая им роль мочевого мешка зародыша. Поскольку зародыш развивается в скорлупе, он лишен возможности выводить продукты азотистого обмена веществ во внешнюю среду. Эти продукты обмена и скапливаются в полости аллантоиса, причем попадают туда двояким образом. Во-первых, первичные почки зародыша, развивающиеся на 3-й день инкубации, переводят мочевую кислоту из крови в мочу, последняя стекает по каналам первичных почек в клоаку и оттуда — в полость аллантоиса (так как аллантоис представляет вентральный вырост клоаки и остается с ней в сообщении). Во-вторых, часть экскретов переводится из крови в полость аллантоиса с помощью сосудов и эпителия самого аллантоиса; эпителий аллантоиса избирательно улавливает из протекающей по сосудам аллантоиса крови продукты азотистого распада и секретирует их в полость аллантоиса.

К концу эмбрионального развития (у курицы на 21-й день инкубации) амнион, сероза и аллантоис редуцируются и высыхают, и цыпленок начинает дышать тем воздухом, который в некотором количестве имеется внутри яйца, пробивает клювом (точнее, провизорным роговым «яйцевым зубом» на клюве) скорлупу и выклеивается наружу.

РАЗВИТИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Млекопитающие, произойдя от яйцекладущих предков — рептилий¹, перешли в процессе эволюции к живорождению, сопровождаемому вынашиванием развивающихся зародышей в специальном органе материнского организма — матке, где зародыши обеспечиваются питательными веществами и кислородом за счет материнского организма. В связи с этим отпала необходимость в снабжении яйцеклетки большим количеством желтка: яйца млекопитающих приобрели вновь микроскопически малую величину, наподобие яйцеклеток ланцетника, вследствие этого дробление стало опять полиым. Однако происхождение от предков с богатыми желтком яйцами не прошло бесследно: в развитии млекопитающих сохранились и развились дальше многие черты, обусловленные их происхождением от рептилий, и, несмотря на возврат к полиому дроблению, характерному для голобластических яиц, развитие млекопитающих происходит по меробластическому типу (см. ниже).

РАЗВИТИЕ ЯЙЦЕКЛАДУЩИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Наиболее примитивные из современных млекопитающих — подкласс однопроходных (австралийские ехидна и утконос) сохранили тот же способ размножения и развития, какой свойствен большинству рептилий. Яйцеклетка у этих животных имеет довольно крупные размеры (диаметр желтка почти 0,5 см) и одета кожистой скорлупой. Ехидна вынашивает чаще всего только одно яйцо в сумке — кожной складке на брюшной стороне тела. У утконоса сумки нет, и он высиживает отложенные яйца (несколько штук) в норе. Дробление дискоидальное (рис. 57, А). Гастроуляция протекает как у рептилий (см. рис. 57, Б). Детеныши вылупляются из яиц и питаются секретом кожных желез матери, напоминающим молоко, слизывая его с поверхности кожи и высасывая из шерсти (сосок у однопроходных нет).

Все остальные млекопитающие рожают на свет детенышей, которых перед этим некоторое время вынашивают в матке. Внутритрубо-

¹ Среди рептилий имеются и живородящие формы, у которых зародыш формируется в яйце и вылупляется из яйцевых оболочек еще во время продвижения по половому тракту материнского организма. У некоторых из них (живородящая ящерица *Seps* и др.) отдельные участки яйцевой скорлупы разрушаются, и ткани зародыша (выросты серозной оболочки) вступают в тесные взаимоотношения со слизистой оболочкой «матки» (расширенного участка яйцевода) — образуется орган связи зародыша с материнским организмом, или плацента. Млекопитающие могли бы, вообще говоря, произойти от таких живородящих рептильных предков. Однако против этого говорит, наряду с другими, тот факт, что наиболее примитивные из современных млекопитающих являются яйцекладущими.

ный период развития у разных млекопитающих имеет весьма разную продолжительность. Неодинаков и характер связи зародыша с материнским организмом.

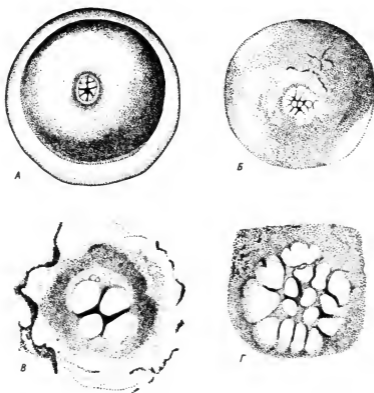


Рис. 57. Стадии дискоидального дробления у однопроходных (по Флини — Хилл, 1939, из Штарка, 1959).

А — яйцо утконоса в скорлупе, стадия 8 бластомеров; Б—Г — яйцо ехидны с удаленной скорлупой; Б — общий вид дробящегося яйца при малом увеличении; В и Г — две стадии дробления при большем увеличении; В — 4 бластомера; Г — более поздняя стадия дробления.

РАЗВИТИЕ СУМЧАТЫХ

Подкласс сумчатых характеризуется весьма коротким периодом внутриматочного развития (у многих видов не более недели) и примитивной несовершенной формой связи зародыша со слизистой оболочкой матки. В большинстве случаев зародыш просто прилегает к поверхности слизистой оболочки. Только у немногих видов сумчатых (бандикут, или сумчатый барсук) стенка плодного пузыря образует выросты, входящие в углубления слизистой оболочки матки. Поэтому у большинства сумчатых детеныш рождается крайне недоразвитым. Например, у ископаемого кенгуру, самцы которого достигают во взрослом состоянии человеческого роста, детеныши рождаются на свет величиной немногим более семени фасоли. Они не только слепы и голы, но неспособны даже к сосательным движениям. Детеныши донашиваются в сумке на брюхе матери, первое время пассивно висят на находящихся здесь сосках.

Сосок удлиняется и врастает в пищевод, и мать сокращениями специальной мускулатуры в области млечных желез впрыскивает детенышам молоко в пищеварительную трубку. Хоаны временно вступают в непосредственную связь с отверстием дыхательного горла, что является своего рода личиночным приспособлением к беспредельному дыханию, несмотря на материнский сосок, вросший в пищевод. Донашивание в сумке у некоторых сумчатых производится долго; иногда детеныш кенгуру сам приступает к размножению и имеет маленьких детенышей в сумке, но продолжает прятаться в сумке матери.

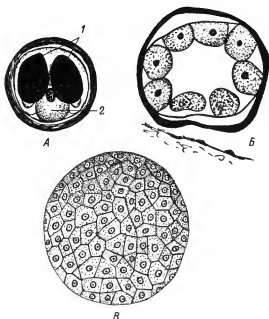


Рис. 58. Ранние стадии развития сумчатой куньи (по Гиллу, из П. П. Иванова).

А — стадия двух бластомеров (1 — бластомеры; 2 — желток); Б — стадия около 30 бластомеров, окружающих разжиженный желток; В — бластодермический пузырек (бластоциста) к концу периода дробления.

Примитивность сумчатых сказывается в том, что у некоторых из них сохранились следы неполного дробления. Так, у сумчатой куньи (*Dasyurus*) при первом делении оплодотворенной яйцеклетки, имеющей сравнительно с яйцеклетками мелких видов плацентарных млекопитающих довольно крупные размеры (200 μ в диаметре), кроме двух бластомеров, обособляется еще небольшое шарообразное скопление желтка. Дальше этот обособившийся желток обрастают образующиеся бластомеры. Желток быстро разжижается, и в результате образуется пузырек со стенкой из однородных бластомеров и с полостью, заполненной белковой жидкостью (рис. 58).

У опоссума, или сумчатой крысы (*Didelphys*), яйцеклетки еще мельче и бед-

нее желтком, желток обособляется от бластомеров не в виде шара, а выталкивается из протоплазмы в виде отдельных мелких зерен.

Образовавшийся в результате дробления пузырек только внешне похож на целобластулу. Позднее у одного из полюсов его стенка расширяется на два слоя. Внутренний становится энтодермой, а в наружном образуется первичная полоска и разыгрываются те же формообразовательные процессы, что в бластодиске птиц. Остальная, остающаяся некоторое время однослойной часть стенки пузырька играет роль в питании зародыша. Прилегая к слизистой оболочке матки, она всасывает питательные вещества — так называемое маточное молоко, выделяемое железами слизистой оболочки. Эта часть стенки бластоцисты соответствует внезародышевой эктодерме серозы рептилий и птиц. У плацентарных (см. выше) она заменяется трофобластом¹.

¹ Trophé (греч.) — пища; blastos (греч.) — зародыш, зачаток.

РАЗВИТИЕ ПЛАЦЕНТАРНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

У представителей высшего подкласса млекопитающих — плацентарных (Placentalia) выработалась более тесная связь зародыша с материнским организмом, осуществляемая посредством специального органа — плаценты, образуемой как тканями зародыша, так и тканями материнского организма. Благодаря тому, что зародыш снабжается достаточным количеством питательных веществ и кислорода из крови матери и вынашивается в матке достаточно продолжительное время, он рождается на свет значительно более крупным и более развитым, чем у сумчатых. Вместе с тем отпадает всякая необходимость в снабжении яйцеклетки желтком. Яйцеклетки очень мелкие (100—200 μ в диаметре), содержат ничтожное количество желточных гранул, довольно равномерно распределенных в цитоплазме (изолецитальный тип).

ДРОБЛЕНИЕ. ОБРАЗОВАНИЕ БЛАСТОЦИСТЫ

По признаку полного дробления яйцеклетки плацентарных (и сумчатых) млекопитающих могут быть отнесены к голобластическому типу. Однако происхождение млекопитающих от предков с богатыми желтком яйцами не прошло для них бесследно, и в самом ходе эмбриогенеза, начиная с дробления и гастрюляции и кончая образованием желточного мешка, ясно выражены черты меробластического типа развития.

При первом делении оплодотворенного яйца, например, кролика происходит выталкивание отдельных мелких желточных зерен из бластомеров, что является как бы остатком процессов обособления бластомеров от желтка при дискондальном дроблении.

Само дробление у высших млекопитающих отличается резко выраженной неправильностью: бластомеры получают неодинаковой величины, а геометрическая прогрессия в увеличении их числа резко нарушена: после стадии 2 бластомеров следует, например, стадия 3, 4, 5, 7, 9, 11 и т. д. без какой-либо правильности и с большими видовыми и индивидуальными колебаниями.

Другая черта меробластического типа развития — раннее обособление внезародышевых частей и ясно выраженные процессы образования.

Уже с первых делений дробления (а у летучей мыши даже начиная со стадии 2 бластомеров) становятся различимы два рода бластомеров: более мелкие светлые и более крупные темные (рис. 59). Светлые бластомеры, располагаясь поверхностно, образуют кучку темных, постепенно покрывая их со всех сторон одним слоем. Темные бластомеры, образующие центральную кучку, идут на образование как тела самого зародыша, так и некоторых внезародышевых частей (амнион, желточный мешок); они составляют так называемый эмбриобласт (т. е. «зачаток зародыша»). Светлые поверхностные бластомеры представляют собой трофобласт (т. е. «питающий зачаток»): они вступают в непосредственный контакт с тканями слизистой оболочки матки.

Еще продвигаясь в яйцевом по направлению к матке, зародыш (который на этой стадии следует сравнивать с морулой других животных) начинает всасывать из полости яйцевода жидкость, которая скапливается между трофобластом и эмбриобластом, вследствие чего здесь возникает заполненная жидкостью полость, все более увеличивающаяся. Так стадия морулы (плотного клеточного скопления) переходит в стадию бластоцисты (зародышевого, или плодного, пузыря). Стенка бластоцисты образована одним слоем клеток трофобласта, а полость

заполнена жидкостью. В одном из участков стенки бластоцисты к трофобласту изнутри прилегает кучка клеток эмбриобласта — зародышевый узелок. Затем эта кучка клеток становится более плоской, образуя зародышевый щиток. На этой стадии зародыш сравним

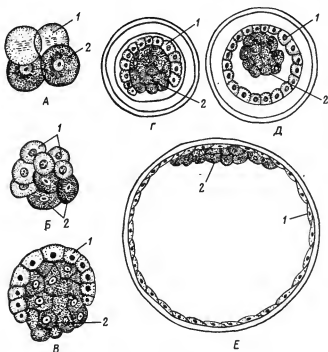


Рис. 59. Ранние стадии развития (дробление, морула, бластула) плацентарных млекопитающих (по Дювалю и Ван Бенедену, из А. А. Заварзина).

А — стадия четырех бластомеров; Б — стадия 9 клеток; В, Г — образование светлыми клетками темных (морула); Д — образование полости бластоцисты, обособление зародышевого узелка от трофобласта; Е — превращение зародышевого узелка в зародышевый щиток (дискобластула). 1 — трофобласт; 2 — эмбриобласт (Д — зародышевый узелок, Е — зародышевый щиток).

с бластулой рептилий и птиц; зародышевый щиток соответствует крыше бластулы, тогда как полость, заполненная жидкостью, соответствует вместе взятым бластоцелю и нераздробившейся желточной массе бластулы птиц.

ГАСТРУЛЯЦИЯ

Затем наступает первая фаза гаструляции: зародышевый щиток из однослойного путем деламинации делается двуслойным. Один слой отщепившихся уплощенных клеток, обращенный в полость бластоцисты (внутренний), представляет собой энтодерму (рис. 60, А). Остальные клетки зародышевого щитка (между трофобластом и энтодермой) представляют его наружный листок — эпибласт, или первичную эктодерму. Именно в этом листке разыгрываются позднее процессы перемещения клеточного материала, приводящие к образованию первичной полоски, гензеновского узелка и т. д. (вторая фаза гаструляции). Таким образом, и первая, и вторая фазы гаструляции протекают

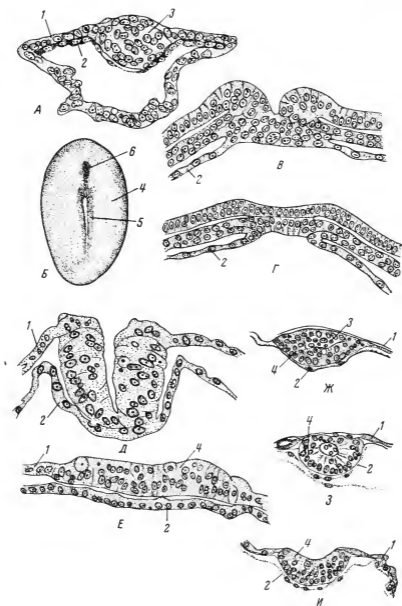


Рис. 60. Гастрюляция, формирование зародышевого щитка и обособление основных зачатков у млекопитающих (по Ван Бенедену, Губрехту и Кейбелю, из П. П. Иванова и А. А. Заварзина).

А — бластула летучей мыши; Б — зародышевый щиток кролика (вид с поверхности); В, Г — поперечные разрезы зародыша кролика через гензеновский узелок (В) и впереди от него (Г); Д, Е — превращение зародышевого узелка в щиток у насекомого Тирая; Ж—И — то же у кукули. 1 — трофобласт; 2 — кишечная энтодерма; 3 — зародышевый узелок; 4 — зародышевый щиток (наружный слой); 5 — первичная полоска; 6 — головной (хордальный) отросток.

у плацентарных (и сумчатых) млекопитающих сходно с таковыми у птиц. Итогом гастрюляции являются возникновение трехслойности зародыша и формирование осевого комплекса зачатков (см. рис. 60).

Процессы обособления основных эмбриональных зачатков (образование нервной трубки, дифференцировка и сегментация мезодермы и т. д.) идут в основном так же, как у других позвоночных.

На стадии бластулы или в первой фазе гастрюляции зародыш попадает из яйцевода в матку и здесь имплантируется, т. е. внедряется целиком или только отростками трофобласта в слизистую оболочку матки, вступая с ней в тесные обменные взаимоотношения.

ТРОФОБЛАСТ И ОБРАЗОВАНИЕ ХОРИОНА

У многих млекопитающих участок трофобласта над зародышевым щитком после расслоения щитка на наружный и внутренний зародышевые листки редуцируется и отпадает, так что наружный слой зародышевого щитка, ранее прикрытый трофобластом, теперь переходит в действительно наружное положение и своими краями смыкается с уцелевшими частями трофобласта в один непрерывный слой. Отпавший участок трофобласта носит название рауберовского слоя. Из того факта, что эктодерма зародышевого щитка смыкается с остальным трофобластом в один непрерывный слой, вытекает, что трофобласт соответствует внезародышевой эктодерме (эктодерме серозы) птиц. Следовательно, у млекопитающих мы имеем дело с необычайно ранним обособлением внезародышевой эктодермы (в виде трофобласта) — задолго до обособления зародышевой эктодермы, возникающей лишь в процессе гастрюляции. А именно, как мы видели, трофобласт начинает обособляться уже в ходе первых делений дробления.

Трофобласт и является тем новым образованием, которого нет у нижестоящих позвоночных и которое впервые в ходе эволюции появляется только у млекопитающих. Даже у тех представителей этого класса, у которых трофобласт развит не особенно сильно (как, например, у кролика), первые стадии развития зародыша проходят под защитой трофобласта; лишь затем часть трофобласта, покрывающая зародышевый щиток, сбрасывается в виде рауберовского слоя, и зародышевый щиток на некоторое время, впредь до образования амниона, обнажается. У многих других млекопитающих, в том числе у человека, слой трофобласта все время (с момента своего возникновения) образует сплошной покров вокруг остальных частей зародыша.

Трофобласт образует вначале простые выросты, внедряющиеся в слизистую оболочку матки или, в более простых случаях, входящие в ее углубления, как пальцы в перчатку. Такие выросты, состоящие только из одного трофобласта, называются первичными ворсинками. Позднее образуются ворсинки, покрытые снаружи трофобластом, а внутри содержащие мезенхиму с сосудами, врастающими сюда из мезодермы аллантоиса. Такие ворсинки называются вторичными ворсинками. Трофобласт вместе с подстилающей его мезенхимой и сосудами в совокупности образуют ворсинчатую оболочку, или хорион, представляющую собой эволюционное усложнение серозной оболочки рептилий и птиц.

ЖЕЛТОЧНЫЙ МЕШОК

Весьма характерно, что, несмотря на отсутствие желтка, у плацентарных млекопитающих все же образуется желточный мешок. Отщепившаяся в первой фазе гастрюляции энтодерма своими свобод-

ними краями начинает разрастаться по внутренней стороне трофобласта, обрстая полость бластоцисты. Когда обрастание полости заканчивается, стенка бластоцисты становится двуслойной, состоя теперь из трофобласта и энтодермы. Тем самым полость бластоцисты становится полостью желточного мешка. Та часть энтодермы, которая относится к зародышевому щитку, представляет кишечную энтодерму, а та, которая выстилает изнутри трофобласт, — желточную энтодерму. Несколько позднее энтодермы в обрастании полости пузыря принимают участие и мезодерма, которая после ее образования за счет первичной полоски разрастается за пределы зародышевого щитка и врастает в промежуток между трофобластом и энтодермой. В возникшем таким образом мезодермальном слое желточного мешка развиваются кровяные островки, а позднее из них — сеть сосудов желточного круга кровообращения. Первое время эти сосуды обеспечивают дыхание и питание зародыша, так как через посредство трофобласта и его выростов связаны со слизистой оболочкой матки. Таким образом, хотя желточный мешок и не выполняет более роли резервуара желтка и органа переваривания желтка, однако за ним остаются важные функции первого органа кроветворения, первого органа дыхания, а также (через посредство сосудов, воспринимающих питательные вещества из тканей и крови матери) участие в обеспечении питания зародыша. Сосуды желточного мешка образуют так называемый желточный круг кровообращения, не только связывающий желточный мешок с сосудами самого зародыша, но на ранних стадиях развития играющий большую роль и в установлении связи зародыша с материнским организмом.

РАЗВИТИЕ АМНИОНА

Амнион образуется у зародышей всех млекопитающих, но различными способами. В простейшем случае он возникает, как у рептилий и птиц, в форме двух амниотических складок внезародышевой эктодермы и сопровождающего ее париетального листка внезародышевой мезодермы. Так обстоит дело, например, у кролика (рис. 61), а также у хищных (рис. 62, А) и копытных. У рукокрылых (летучие мыши) и некоторых насекомых еще на стадии зародышевого узелка среди его клеток появляется небольшая полость, и узелок приобретает вид пузырька с более тонкой верхней (наружной) стенкой и более толстой нижней, прилегающей к энтодерме. Верхняя стенка представляет эктодерму амниона, полость пузырька — амниотическую полость, а утолщенная нижняя стенка представляет наружный слой зародышевого щитка, в составе которого и образуется затем первичная полоска. Таким образом, уже у этих довольно примитивных млекопитающих мы видим ускоренное образование амниона на более ранней, чем обычно, стадии развития зародыша, и притом не в форме амниотических складок, а путем раздвижения клеток зародышевого узелка (см. рис. 62, Б, В). Как увидим, именно такой способ возникновения амниона имеет место также у приматов и человека.

Еще более сложные отношения наблюдаются у некоторых грызунов, например у крысы (см. рис. 62, Г, Д), которая в последнее время стала одним из обычных объектов экспериментальной эмбриологии. В этом случае зародышевый узелок не уплощается и не превращается непосредственно в зародышевый щиток, как у кролика, а растет в длину, вдаваясь в виде столбика в полость бластоцисты. После отщепления энтодермы последняя становится как бы наружным зародышевым листком, одевающим этот столбик снаружи, со стороны полости бластоцисты. Затем в столбике возникает три полости, расположенные одна над другой по длине такого цилиндрического зародышевого узелка. Верхняя, ближайшая к трофобласту полость носит название

полости ножки зародыша, вторая называется лжеамнионом, третья (ближайшая к энтодерме) — амниотической полостью. Утолщенная стенка амниотической полости, прилегающая к энтодерме, представляет собой наружный слой зародышевого щитка, противоположная — эктодерму аминона. Зародышевый щиток, таким образом, чаще всего воиут, и получается как бы временное «извращение» (инверсия) зародышевых

листоков: энтодерма одевает эктодерму зародышевого щитка снаружи. Позднее в результате формирования зародыша отношения между энто- и эктодермой становятся обычными.

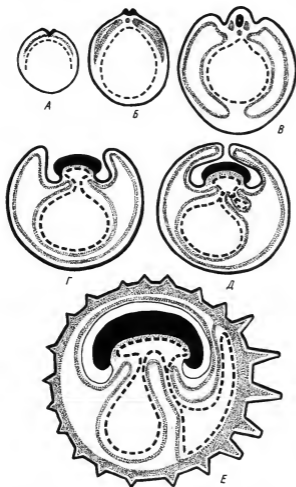


Рис. 61. Схема развития желточного мешка и зародышевых оболочек у млекопитающих (шесть последовательных стадий) (из А. А. Заварзина).

Обозначены: трофобласт и эктодерма — жирной черной линией; энтодерма (и выстилка аллантоиса) — пунктиром; мезодерма — точками. А — процесс обрания полости плодного пузыря энтодермой и мезодермой; Б — образование замкнутого энтодермального пузыря — выстилки желточного мешка; В — начало образования амниотических складок и кишечного желбка; Г — обособление тела зародыша от внезародышевых частей; Д — смыкание амниотических складок, начало развития аллантоиса; Е — замкнутая амниотическая полость, развитый аллантоис, развитие ворсинок хориона.

как желточный мешок со своей сосудистой сетью у млекопитающих развит слабо и может обеспечивать дыхание и питание зародыша (за счет кислорода и питательных веществ, забираемых хорионом из материнской крови) лишь на ранних стадиях развития, пока сам зародыш невелик и сравнительно просто организован. По мере роста и усложнения организа-

АЛЛАНТОИС

Аллантоис у большинства млекопитающих хорошо развит, несмотря на то, что его функция мочевого мешка за неадекватностью отпала вследствие установления связи зародыша с материнским организмом. Продукты обмена (углекислый газ, азотистые продукты белкового распада и т. д.) из крови зародыша через посредство хориона переходят в кровь матери. Таким образом зародыш млекопитающего непрерывно освобождается от вредных продуктов обмена, а на почки и легкие матери ложится дополнительная функциональная нагрузка. Аллантоис же сохраняет свое участие в газообмене и питании зародыша, причем то и другое осуществляется исключительно его сосудами, которые разрастаются в мезодерме хориона и отдают тонкие веточки во все вторичные ворсинки. Аллантоидальный (пупочный) круг кровообращения приходит на смену желточному, так

ции зародыша желточный круг кровообращения, быстро отставая в развитии, теряет свое значение. Сосуды аллантоиса, разрастаясь в мезодерме хориона и его ворсинках, начинают обеспечивать зародыша как кислородом, так и питательными веществами из того же источника — материнской крови. Таким образом, если у рептилий и птиц сосуды аллан-

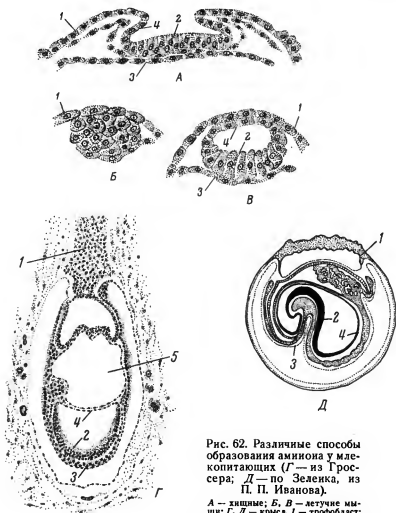


Рис. 62. Различные способы образования амниона у млекопитающих (Г — из Гроссера; Д — по Зелинка, из П. П. Иванова).

А — хищные; Б, В — летучие мыши; Г, Д — крысы. 1 — трофобласт; 2 — наружный слой зародышевого щитка; 3 — внутренняя энтодерма; 4 — амнион; 5 — лже амнион.

тоиса, подросшие к серозе, получают кислород из воздушной камеры на тупом конце яйца, то у млекопитающих таким источником кислорода является кровь матери. Если у птиц участие сосудов аллантоиса в трофической функции является вспомогательным, второстепенным и сводится к восприятию и транспортировке продуктов расщепления белка (главный же источник питания составляет желток, воспринимаемый желточным кругом кровообращения), то у млекопитающих за иенмением желтка и в связи с быстрой редукцией желточного круга кровообращения аллантоидальные (пупочные) сосуды берут на себя пол-

ностью обеспеченные зародыша питательными веществами. Таким образом, возникнув у рептилий, аллантосис проделал в ряду высших позвоночных эволюцию, сопровождавшуюся изменением функций.

Поскольку существенной частью аллантосиса, не теряющей и даже усиливающей свое значение у млекопитающих, являются сосуды, тогда как эпителиальный компонент аллантосиса теряет свое значение мочевого мешка, естественно ожидать, что эпителиальный зачаток аллантосиса в ряду этих животных должен подвергнуться редукции. Так и обстоит в действительности: у высших млекопитающих — приматов и особенно у человека — зачаток эпителиальной выстилки аллантосиса хотя и возникает в виде колбасообразного выпячивания задней кишки, однако остается недоразвитым, не разрастается, как это имеет место у других млекопитающих и у птиц, между амнионом и хоррионом, не обрастает желточного мешка и т. д. Его роль здесь сводится лишь к проведению сосудов в направлении к хорриону, после чего он еще в ходе внутриутробного развития в большей (дистальной) своей части редуцируется. Наиболее проксимальный участок аллантосиса, ближайший к задней кишке (клоака), дает начало мочевому пузырю — образованию, отсутствующему у многих рептилий и большинства птиц.

ПЛАЦЕНТА

Связь зародыша с материнским организмом осуществляется при помощи специального органа — плаценты, или детского места. Плацента образуется за счет тканей зародыша, а именно определенного участка хорриона с его ворсинками, и за счет того участка слизистой оболочки матки, в который врастают ворсинки хорриона. Соответственно различают зародышевую и материнскую части плаценты (*placenta foetalis* и *pl. uterina*). В области плаценты ткани зародыша (ворсинки хорриона) имеют очень большую площадь соприкосновения с тканями матки и всасывают из них питательные вещества, которые поступают в кровь зародыша. Из крови матки через ткани плаценты диффундирует в кровь зародыша и кислород. С другой стороны, продукты обмена зародыша (углекислый газ, азотистые продукты распада белков) диффундируют из крови зародыша через ткани плаценты в кровь матки. Следует подчеркнуть, что в норме у всех млекопитающих кровь зародыша и кровь матки нигде не смешиваются, будучи отделены друг от друга стенками сосудов зародыша, тканями хорриона и, в некоторых типах плацент, тканями слизистой оболочки матки и стенками материнских сосудов.

У различных млекопитающих плацента устроена по-разному как в отношении общей ее формы и расположения, так и в смысле отношений ворсинок хорриона к тканям слизистой оболочки матки.

По внешней форме плаценты весьма разнообразны. Наиболее распространены следующие типы: диффузная, котиледонная, поясная (зонарная) и дисковидная плаценты. Диффузная плацента характерна, например, для свиньи (рис. 63, А): почти вся поверхность хорриона у зародыша свиньи равномерно (диффузно) покрыта ворсинками, причем плодный пузырь, т. е. хоррион, всей своей поверхностью прилегает к стенкам матки. У жвачных ворсинки собраны в группы — котиледоны (см. рис. 63, Б), между которыми поверхность хорриона гладкая, лишена ворсинок. Котиледоны покрывают всю или почти всю поверхность плодного пузыря (котиледонная плацента). У многих хищных, например у собаки, плацента, т. е. снабженная ворсинками часть хорриона, имеет форму широкого пояса или муфты, опоясывающей плодный пузырь

(поясная плацента, см. рис. 63, В). Наконец, у павианов, человекообразных обезьян и человека плацента, или ворсинчатый участок хориона, имеет форму диска (дискондальная плацента, см. рис. 63, Г). У некоторых животных (мартышек, макаков, а из хищных, например, у хорька) в составе хориона имеется два таких дисковидных участка, врастающих ворсинками в ткани слизистой оболочки матки — бидискондальная плацента.

Однако более существенное значение, чем анатомическая форма плаценты, имеет характер взаимоотношений тканей зародыша (ворси-

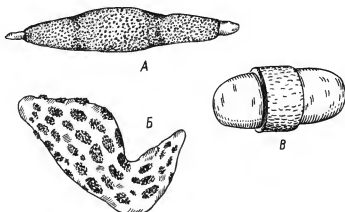


Рис. 63. Различные типы плодных пузырей и плацент у млекопитающих (из Хюттнера).

А — диффузная плацента свиньи; Б — котиледонная плацента жвачных; В — поясная (зонарная) плацента собаки.

нок хориона) с тканями слизистой оболочки матки. Ворсинки хориона, врастая в слизистую оболочку матки, либо только соприкасаются с эпителием, вдаваясь в его углубления (крипты), либо в большей или меньшей степени разрушают ткани слизистой оболочки, внедряясь в ее толщу. Чем сильнее разрушаются ткани слизистой оболочки, тем больше приближаются ворсинки хориона к источнику питания — материнским сосудам, тем, следовательно, физиологически совершеннее связь зародыша с материнским организмом.

Различные типы плацент у млекопитающих можно расположить в восходящий ряд по степени совершенства связи зародыша с тканями матери или, что то же самое, по степени разрушения тканей слизистой оболочки матки ворсинками хориона (рис. 64). Следует оговориться, что не всегда степень совершенства этой связи, т. е. сложность устройства плаценты, соответствует уровню организации данного млекопитающего и его месту в системе и на родословном древе.

Наиболее просто устроена эпителиохориальная плацента, или полуплацента. При этом типе связи хорион зародыша только прилегает к эпителию слизистой оболочки матки. Ворсинки хориона входят в углубления (железы, крипты) слизистой оболочки, не разрушая ее тканей. Поэтому питательные вещества и кислород поступают в кровь зародыша не непосредственно из крови матери, а через посредство выделяемого маточными железами эмбриотрофа, или «маточного молока» (отсюда такие плаценты называются также эмбриотрофными). При родах ворсинки хориона вытягиваются из маточных желез, как пальцы

из перчатки, причем никаких разрушений тканей слизистой оболочки и ее сосудов не происходит, слизистая оболочка матки вслед за плодом не отторгается, кровотечения не бывает. Такие полуплаценты появляются уже у некоторых сумчатых (*Perameles* — бандикут, или сумчатый барсук), где ворсинки хориона весьма немногочисленны и почти не разветвлены. Более многочисленны и иногда в большей или меньшей степени

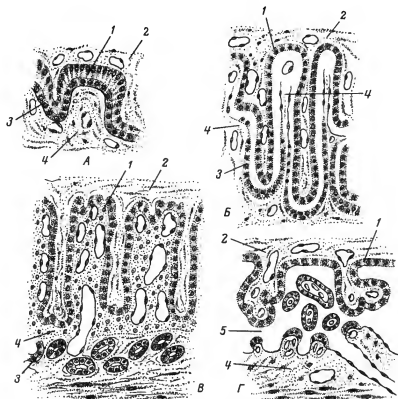


Рис. 64. Взаимоотношение зародышевых и материнских тканей в плацентах различных типов (по Гроссеру, схематизировано).

А — эпителиохориальная плацента (свинья); Б — десмохориальная плацента (жвачные); В — эндотелиохориальная плацента (хищные); Г — ворсинковая гемохориальная плацента (обезьяны, человек). 1 — трофобласт; 2 — соединительная ткань хориона с зародышевыми сосудами; 3 — эпителий матки; 4 — соединительная ткань слизистой оболочки матки с материнскими сосудами; 5 — кровеносные лакуны.

ветвятся ворсинки у свиньи (см. рис. 63, А и 64, А), бегемота, верблюда, лошади, тапира, китообразных и некоторых других млекопитающих.

У жвачных ворсинки ветвятся сильнее и не просто прилегают к эпителию слизистой оболочки матки и ее желез, а вбредаются, разрушая эпителий в соединительную ткань (см. рис. 64, Б). Таким образом, сосуды зародыша оказываются более приближенными к сосудам матери (десмохориальная плацента; по-гречески *desmos* — связь, соединение, здесь — в смысле соединительной ткани). Все же, как и в случае эпителиохориальной плаценты, контакт матери и плода остается не очень тесным; это компенсируется сильным увеличением поверхности плодного пузыря путем его сильного разрастания в длину и соответственным вырастанием аллантоиса. Плодный пузырь принимает червеобразную

форму, в сотни раз превосходя по объему самого зародыша на ранних стадиях его развития (см. рис. 63, Б). При родах после отделения плода от слизистой оболочки матки на поверхности последней остаются участки, лишенные эпителия. Однако очень скоро целостность эпителиального покрова восстанавливается за счет разрастания уцелевших участков эпителия.

У хищных связь зародыша с матерью становится более тесной: ворсинки хориона разрушают не только эпителий слизистой оболочки матки, но и ее соединительную ткань и стенки сосудов вплоть до их эндотелия (см. рис. 64, В). Трофобласт ворсинок вплотную прилегает к эндотелию материнских сосудов и только этим эндотелием отделен от материнского кровотока (эндотелиохориальная, или вазохориальная, плацента).

Как показали новейшие исследования З. П. Жемковой, в некоторых участках плаценты хищных (кошка, собака) разрушаются даже стенки сосудов, и ворсинки хориона вступают в непосредственный контакт с материнской кровью. В таких участках связь зародыша с матерью осуществляется по гемохориальному типу (см. ниже), к каковому З. П. Жемкова и относит плаценту хищных.

Более совершенное снабжение плода кислородом и питательными веществами устраняет необходимость столь сильного, как у жвачных, разрастания плодного пузыря в интересах увеличения его поверхности. Поэтому плодный пузырь у хищных относительно меньше, чем у жвачных. Кроме того, как уже говорилось, ворсинки хориона у многих хищных находятся не на всей поверхности плодного пузыря, а опоясывают его среднюю часть неширокой полосой (поясная плацента, см. рис. 63, В). При родах часть тканей слизистой оболочки матки отторгается вместе с плодом, но кровотечение не бывает особенно сильным, и образующиеся раны слизистой оболочки быстро заживают.

Наиболее совершенным типом плаценты является гемохориальная плацента (по-гречески *haima* — кровь), в которой хорион разрушает не только эпителий и соединительную ткань слизистой оболочки, но и ее сосуды, включая их эндотелий, и трофобласт соприкасается непосредственно с материнской кровью. При этом увеличение поверхности соприкосновения трофобласта с кровью достигается либо путем возникновения разветвленных трубчатых выпячиваний трофобласта, сливающихся в сложный лабиринт каналов, в которые и втекает материнская кровь (лабиринтная гемохориальная плацента насекомых и грызунов), либо путем образования сложно ветвящихся ворсинок хориона, купающихся в материнской крови (ворсинковая гемохориальная плацента обезьян и человека).

У грызунов каналы лабиринта в трофобласте образуются только на том участке плодного пузыря, имеющем форму диска, которым зародыш имплантировался в стенку матки (дискоидальная плацента). У обезьян и человека ворсинки сначала образуются на всей поверхности хориона (диффузная плацента), но затем на большей части этой поверхности исчезают и разрастаются лишь на том дисковидном участке хориона, к которому подходят пупочные сосуды (дискоидальная плацента). Более подробно строение гемохориальной плаценты будет рассмотрено на примере плаценты человека (см. гл. VIII). Здесь же отметим лишь, что при родах вследствие столь тесной связи тканей плода с тканями матки происходит отпадение слизистой оболочки матки, сопровождаемое сильным кровотечением. Отпадающая часть (слой) слизистой оболочки матки получила название *decidua* (отпадающая оболочка). Вместе с плацентой и другими «внезародышевыми» образо-

ваниями она, уже после рождения плода, «рождается последней» — отсюда эти части в совокупности получили название последа. У многих млекопитающих мать при родах перекусывает пуповину новорожденным детенышам, и те с прекращением доступа кислорода из материнской крови переходят на легочное дыхание.

Степень развития плода к моменту рождения у разных млекопитающих весьма неодинакова, что, однако, не стоит в связи с типом плаценты. Так, десмохориальная плацента жвачных обеспечивает развитие и появление на свет весьма развитых, зрячих и подвижных детенышей, тогда как крольчата, несмотря на наличие гемохориальной плаценты, рождаются сильно недоразвитыми. В значительно большей мере степень развития плода к моменту рождения зависит от длительности внутриутробного развития, определяемой экологическими особенностями тех или иных видов животных. У крыс, мышей и кроликов, живущих в норах, детеныши рождаются голыми, слепыми и способными первое время главным образом лишь к сосательным движениям. У других грызунов (заяц, морская свинка — животные, не роющие нор и потому хуже укрытые от врагов) в связи с большей длительностью внутриутробного развития детеныши рождаются более доношенными, покрытыми шерстью и зрячими. Особенно развитыми рождаются детеныши копытных, которые чуть ли не на другой день способны бегать.

У некоторых млекопитающих (косуля, соболь, куница) развитие приостанавливается на стадии бластоцисты на несколько месяцев, в результате чего рождение детенышей как бы подгоняется к более благоприятному сезону, когда мать может быть обеспечена большим количеством пищи. Беременность, соответственно, сильно удлиняется (у косули до 9 месяцев).

У человекообразных обезьян и человека, несмотря на большую длительность беременности и наличие гемохориальной плаценты, дети рождаются менее доношенными (менее подвижными), чем детеныши крупных копытных, имеющих ту же продолжительность беременности (у коровы, как и у человека, 9 месяцев). Это определяется, видимо, особой сложностью головного мозга у высших приматов, требующего больше времени для своего структурного и функционального созревания.

ОБЩИЙ ОЧЕРК ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ ЧЕЛОВЕКА

Процессы эмбрионального развития человека могут быть поняты только при сопоставлении их с развитием других позвоночных, в особенности млекопитающих. Это объясняется тем, что процессы развития человеческого зародыша являются результатом длительного эволюционного изменения онтогенезов в ряду позвоночных и потому очень сложны. К тому же ранние зародыши человека не часто попадают в руки исследователей в достаточно сохранным виде. Обычно проходит некоторое время с момента извлечения зародыша (при оперативном аборте) до момента помещения зародыша в фиксирующую жидкость, и зародыш успевает в той или иной степени мацерироваться. Тем более это имеет место в тех случаях, когда зародыш обнаруживается при вскрытии, которое обычно производится спустя значительное время после смерти. До недавнего времени удавалось получать зародышей в возрасте не ранее 9—12 дней внутриутробного развития, и лишь в 1944 г. в руки исследователей впервые попал зародыш в возрасте $7\frac{1}{2}$ дней, а в 1946—1953 гг. были добыты и изучены отдельные зародыши еще более ранних стадий (2—5 дней внутриутробного развития)¹.

В силу этого о процессах развития, протекающих в течение первой недели беременности у человека, приходится судить в большей степени на основании того, что известно о других млекопитающих, в первую очередь о ближайших родичах человека — обезьянах, ранние стадии развития которых (на примере макака резуса) изучены более полно (Хьюзер и Стритер, 1941).

ГАМЕТОГЕНЕЗ И ОВУЛЯЦИЯ

Как у подавляющего большинства животных и растительных организмов, индивидуальное развитие человеческого организма начинается с момента оплодотворения, т. е. образования зиготы. Этому предшест-

¹ Наиболее богатая и систематическая коллекция зародышей человека, в том числе относящихся к самым ранним стадиям развития, собрана в институте Карнеги (Балтимора, США). Американским исследователям (Гертиг, Рокк, Стритер и др.) принадлежат и наиболее полные исследования ранних стадий эмбрионального развития человека. Ценными собраниями ранних человеческих зародышей располагают также чехословацкие исследователи, среди которых особенно следует отметить погибшего от руки фашистских захватчиков Я. Флориака (см. также Мазанец, 1959). В нашей стране, по справедливости считающейся родиной эмбриологии как науки, изучение зародышевого развития человека является отстающим участком, настоятельно нуждающимся в интенсивной разработке. До настоящего времени в отечественной литературе имеются описания лишь двух нормальных зародышей на стадиях развития, предшествующих сегментации мезодермы (Г. М. Салганик, 1948; А. Г. Кюорре, 1956) и очень немногих зародышей более поздних стадий. В самое последнее время ряд зародышей на стадии зиготы и на начальных стадиях дробления добыт при хирургических операциях в лаборатории Б. П. Хватова (Симферополь); в той же лаборатории Г. Н. Петрову (1958) удалось в условиях культуры *in vitro* проследить процесс оплодотворения и первые деления дробления.

вуют процессы развития женских половых клеток, происходящие в яичнике женщины (оогенез), и процессы развития мужских половых клеток, происходящие в семенниках мужского организма (сперматогенез), рассмотренные специально в главе, посвященной половым клеткам. Здесь важно лишь отметить некоторые особенности полового цикла, характерные для человека и в сходной форме представленные только у человекообразных обезьян.

В яичнике плода число ооцитов в результате их митотического размножения достигает 400 000. К концу внутриутробного развития размножение ооцитов прекращается, и они превращаются в ооциты I порядка. Каждый ооцит окружен одним слоем плоских клеток фолликулярного эпителия, вместе с которыми и составляет примордиальный фолликул (фолликул I порядка, рис. 65).

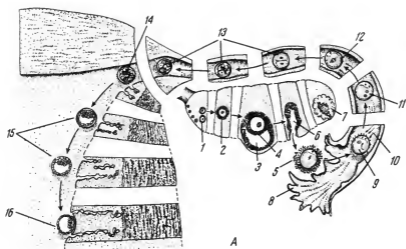
В отличие от сперматоцитов, которые в течение всего периода половой зрелости и до глубокой старости образуются в семеннике за счет непрерывно размножающихся сперматогониев, количество ооцитов в яичнике, начиная с момента рождения, по мнению большинства исследователей, уже не увеличивается, так как запаса ооцитов в яичнике не остается¹. Более того, в течение всей жизни происходит постепенное уменьшение количества ооцитов главным образом в результате атрезии (гибели фолликулов). Атрезия происходит уже в яичнике зародыша и завершается полным исчезновением фолликулов с ооцитами к периоду старости (к 50—60 годам).

Лишь незначительная часть имеющихся в яичнике новорожденной девочки ооцитов созревает и дает начало яйцеклеткам. Этот процесс начинается с наступлением периода полового созревания и оканчивается чаще всего во второй половине пятого десятка лет жизни.

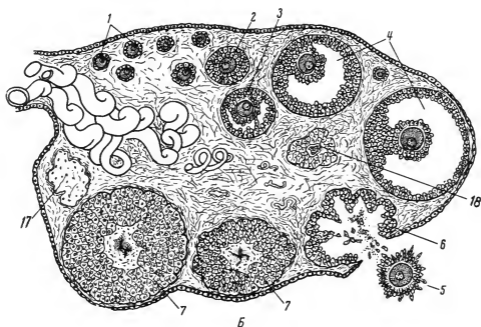
В процессе роста очередного ооцита окружающий его фолликулярный эпителий вследствие усиленного размножения его клеток делается многослойным (см. рис. 65, 2), а затем среди клеток фолликулярного эпителия появляется небольшая полость (см. рис. 63, 3), в которой скапливается жидкость. В силу все большего накопления жидкости фолликул приобретает вид граафова пузырька (см. рис. 65, 4), стенка которого состоит из фолликулярного эпителия, а большая полость заполнена жидкостью, содержащей некоторое количество белков, солей и т. д. Киаружи от эпителия находится соединительнотканная *theca folliculi* с кровеносными сосудами. Растущий ооцит оказывается заключенным в утолщенном участке стенки фолликула, вдающемся в полость в виде яйцеобразного бугорка. Следовательно, ооцит по-прежнему со всех сторон окружен фолликулярными клетками, которые и осуществляют передачу (а, возможно, и переработку) питательных веществ, поступающих из кровеносных сосудов яичника и необходимых для роста и развития ооцита.

¹ В отношении времени размножения ооцитов существуют большие разногласия. Со времени Вальдейера (Waldeyer, 1870) широко распространен взгляд, что незадолго до рождения девочки в ее яичнике размножение ооцитов прекращается, все они превращаются в ооциты (см. гл. I), и женский организм от рождения на всю жизнь оказывается снабженным ограниченным количеством ооцитов, которые частично расходуются в течение периода половой зрелости на образование яйцеклеток, частично подвергаются атрезии.

По мнению других исследователей (Аллен — Allen, 1922; Ивэнс и Свези — Evans and Swezy, 1931, и др.), яйцеклетки возникают в течение всего половозрелого периода жизни женщин за счет циклической пролиферации зачаткового эпителия. Значение выяснения этого спорного вопроса выходит далеко за пределы теоретической эмбриологии, поскольку хирургические вмешательства при поражениях яичника должны быть более щадящими, если будет доказано, что даже маленький участок «зачаткового эпителия» яичника может продуцировать новые полифункциональные яйцевые клетки.



А



Б

Рис. 65. Схема овуляции, оплодотворения, дробления и имплантации.

А — схема яичника, яйцевода и матки с нанесенными на нее разновременными этапами развития яйцеклетки и зародыша (из Гамильтона); Б — полусхематический разрез яичника при большом увеличении (из Паттена). 1 — примордиальные фолликулы; 2 — растущий фолликул; 3, 4 — граафов пузырек; 5 — овулировавшая яйцеклетка в метафазе 2-го деления созревания; 6 — спавшийся граафов пузырек; 7 — желтое тело; 8 — фимбрии воронки яйцевода; 9 — яйцеклетка в момент проникновения в нее сперматозоида; 10 — сперматозоиды; 11 — зигота, сближение пронуклеусов; 12 — зигота в метафазе 1-го деления дробления; 13 — дробление; 14 — морула; 15 — бластоциста; 16 — имплантация; 17 — corpus albicans; 18 — атретический фолликул.

Рост фолликула и его созревание в граафов пузырек происходит под воздействием фолликулостимулирующего гормона, вырабатываемого передней долей гипофиза. Растущие фолликулы продуцируют эстроген — гормон, разрешающий менструации. Выработка эстрогена стимулируется синергичным (совместным) действием фолликулостимулирующего и лютеинизирующего гормонов передней доли гипофиза.

По окончании периода роста ооцит совершает два деления созревания, дважды отделяя маленькие редукционные тельца. Первое деление созревания (рис. 66, А) начинается еще в яичнике. В метафазе пер-

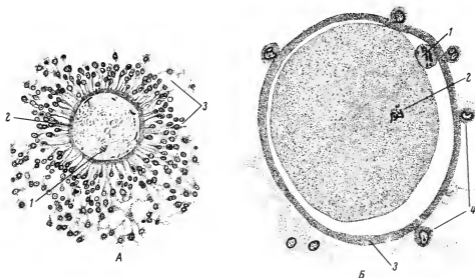


Рис. 66. Созревание яйцеклетки человека.

А — ооцит первого порядка из граафова пузырька яичника человека. Фигура первого деления созревания (по Штieve из Гамильтона, Бойда и Моссмэна, 1952). 1 — веретено первого деления созревания; 2 — зона pellucida; 3 — согопа radiata, образованная фолликулярными клетками. Б — ооцит второго порядка вскоре после овуляции. Фигура второго деления созревания (по Гамильтону, 1944, из Гамильтона, Бойда и Моссмэна, 1952). 1 — первое редукционное тельце; 2 — веретено второго деления созревания; 3 — зона pellucida; 4 — фолликулярные клетки.

вого деления созревания (см. рис. 66, Б) происходит овуляция, т. е. выход ооцита (I порядка) из яичника в полость тела. В результате гиперемии сосудов theca folliculi увеличивается давление жидкости, скопившейся в граафовом пузырьке. Стенка его разрывается (см. рис. 65, 6), как и сильно истонченные в этом месте наружные слои тканей яичника, к которым вплотную прилегает зрелый граафов пузырек. Жидкость фолликула, изливаясь в полость тела, увлекает за собой и яйцеклетку, которая вместе с непосредственно окружающими ее фолликулярными клетками яйценосного бугорка отрывается от стенки фолликула и попадает в полость тела (см. рис. 65, 5). Здесь она током жидкости, направляемым мерцанием ресничек эпителия, выстилающего воронку яйцевода с ее фимбриями, а также благодаря перистальтическим сокращениям стенки яйцевода вовлекается в воронку последнего, зияющую рядом с яичником, и начинает медленно двигаться в яйцеводе по направлению к матке.

В последнее время показано, что у млекопитающих (по-видимому, не исключая и человека) воронка яйцевода активно засасывает яйце-

клетку, плотно налегая на участок яичника с выдающимся на его поверхности граафовым пузырьком и совершая периодические сокращения.

Второе деление созревания происходит обычно уже в яйцеводе.

В норме овуляция у половозрелой женщины происходит приблизительно каждые 28 дней, причем, как правило, в ее организме одновременно созревает лишь одна яйцевая клетка (большей частью поочередно в каждом из яичников). Чаще всего овуляция приходится на середину периода между двумя менструациями, впрочем, с частыми, более или менее значительными отклонениями в ту или другую сторону, зависящими от состояния организма, индивидуальных особенностей и внешних воздействий. Основным внутренним фактором, определяющим овуляцию, является действие лютеинизирующего гормона, вырабатываемого гипофизом. По некоторым данным, половой акт, вызывая в организме женщины определенные нервные импульсы, может при наличии зрелого граафова пузырька в одном из яичников несколько ускорить овуляцию, которая в таком случае совпадает с введением спермы в женские половые пути, что благоприятствует встрече сперматозоидов с яйцеклеткой и оплодотворению.

Яйцеклетка человека имеет шарообразную форму, окружена блестящей оболочкой (*zona pellucida*) и снаружи от нее — слоем фолликулярных клеток, образующих лучистый венец (*corona radiata*). Последнее название обусловлено тем, что заостренные концы клеток, отходящие во все стороны, напоминают лучи или зубцы короны. Цитоплазма мелкозерниста и содержит ничтожное количество желточных зерен, жировых и липоидных капель. Ядро округлое, довольно крупное и с хорошо выраженной хроматиновой структурой. Ядрышко круглое. Диаметр яйцеклетки колеблется в пределах от 80 до 200 μ , в среднем 120—150 μ .

Яйцеклетка в течение одного-двух дней сохраняет способность к оплодотворению, после чего постепенно отмирает и разрушается. Если оплодотворения в яйцеводе не произошло, то в матку током жидкости выносятся яйцеклетка, уже неспособная к оплодотворению. Продвижение яйцеклетки по яйцеводу длится от двух до пяти дней.

В последнее время описаны неоднократные случаи нахождения зрелых яйцеклеток в яйцеводах. Кроме того, удалось изучить процессы созревания ооцитов, извлеченных из оперативно удаленных яичников, в условиях *in vitro* (Шеттлз, 1955; Г. Н. Петров, 1958).

ЖЕЛТОЕ ТЕЛО И МЕНСТРУАЛЬНЫЙ ЦИКЛ

Оставшийся в яичнике опустевший граафов пузырек спадается, его фолликулярный эпителий, разрастаясь и претерпевая (под влиянием лютеинизирующего гормона передней доли гипофиза) железистый метаморфоз, дает начало так называемому желтому телу — важному эндокринному органу (см. рис. 65, 7). Гормон, выделяемый желтым телом в кровь (прогестерон), оказывает влияние на весь женский организм и, в частности, на слизистую оболочку матки, в которой начинают совершаться изменения, подготовительные к восприятию зародыша (резкое усиление секреторной деятельности эпителия матки, переполнение кровью ее сосудов и т. д.). Если оплодотворения и имплантации не произойдет, то из опустевшего граафова пузырька образуется периодическое, или менструальное, желтое тело, которое после короткого периода расцвета (1—2 недели) подвергается обратному развитию, переставая выделять гормон. В связи с этим подготовительные к беременности изменения слизистой оболочки матки разрешаются менструальным кровотечением, причем происходит отпадение части разросшегося

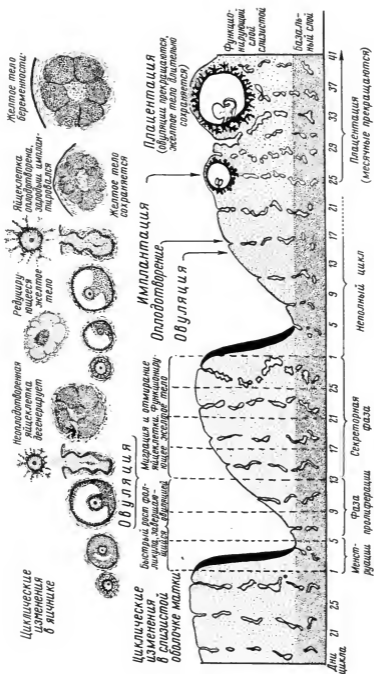


Рис. 67. Схема циклических изменений фолликулов яичника и слизистой оболочки матки половозрелой женщины (из Паттена).

эпителия матки и подстилающей его соединительной ткани и вскрытие кровеносных сосудов слизистой оболочки.

Менструальный цикл (рис. 67), длительность которого подвержена индивидуальным колебаниям, делится моментом овуляции на преовуляционную и постовуляционную фазы. Именно первая из них (от начала предыдущей менструации до овуляции) подвержена наибольшим индивидуальным колебаниям, связанным с длительностью всего цикла в целом. Постовуляционная фаза (от момента овуляции до начала ближайшей следующей менструации) чаще всего равна 14 дням (14 ± 1 ; реже 14 ± 2).

Менструация совпадает с началом обратного развития (редукции) желтого тела и одновременно с усиленным ростом и созреванием очередного фолликула с ооцитом (превращением его в граафов пузырек). После прекращения менструального кровотечения, с которым из матки удаляются отпавшие части слизистой оболочки, в оставшихся глубоких слоях слизистой оболочки начинается процесс регенерации эпителия, соединительной ткани и сосудов, и вскоре слизистая оболочка приобретает обычное, исходное строение («фаза покоя»).

Если же имело место оплодотворение и через несколько дней после этого зародыш имплантируется в стенку матки, то образовавшееся желтое тело не подвергается обратному развитию, а вступает в период длительного расцвета, продуцируя свой гормон в течение, по крайней мере, нескольких месяцев беременности (желтое тело беременности). Это происходит в свою очередь под влиянием гормона, выделяемого в кровь материнского организма внедрившимся в стенку матки зародышем и плацентой. Гормон желтого тела беременности вызывает прекращение овуляций и менструаций на все время беременности и в той или иной степени на весь период лактации (кормления грудью). В случае наступления беременности поверхностные слои слизистой оболочки матки не только не отпадают, как это имеет место при менструальном кровотечении, но, напротив, совершают дальнейшую сложную перестройку, благоприятствующую установлению тесной связи между зародышем и материнским организмом.

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

Оплодотворение у человека, как у всех высших позвоночных, внутреннее и происходит лишь в результате введения спермы в женские половые пути. Спермии обладают свойством двигаться против тока жидкости. Поэтому они устремляются из влагалища в матку и из нее — в яйцеводы, поскольку ток жидкости в женских половых путях имеет противоположное направление — от яйцеводов к матке и влагалищу. Сперматозоиды очень скоро теряют подвижность при попадании в кислую среду. Поэтому, например, во влагалищном секрете, имеющем кислую реакцию, они теряют двигательную активность уже через несколько часов (не более 12). В матке и яйцеводах с их щелочной средой спермии могут переживать и сохранять подвижность несколько дней (до 3—4), но способность к оплодотворению сохраняют не более двух дней. Широко распространенное мнение, будто сперматозоиды могут сохранять в матке и яйцеводах свою подвижность и способность к оплодотворению в течение многих дней и даже недель, ошибочно. Спермии, проникающие через воронку яйцевода в брюшную полость, погибают здесь в течение первых же суток. Из огромного количества сперматозоидов, вводимых во влагалище при половом акте, лишь незначительная часть проникает в матку, а оттуда в яйцеводы. Продвижение сперматозоидов

из влагалища до воронок яйцеводов занимает в среднем 1,5—2 ч. Некоторое их количество попадает через воронки яйцеводов в брюшную полость, где они быстро погибают. Дольше всего сперматозоиды сохраняются в яйцеводах, где они до двух суток сохраняют способность к оплодотворению. Если в течение этого времени произойдет овуляция и яйцеклетка начнет продвижение по яйцеводу к матке, то по пути она «атакуется» сперматозоидами, окружающими ее со всех сторон. Сперматозоиды биением своих жгутиков заставляют яйцеклетку вращаться вокруг своей оси со скоростью до 4 вращений в минуту, причем такое вращение может длиться до 12 ч (Шеттлз, 1955).

В результате оплодотворения образуется одноклеточный зародыш — зигота, представляющая организм нового, дочернего поколения. По-видимому, в зиготе после оплодотворения происходит сложная перестройка, так как первое деление дробления (образование двуклеточного зародыша, стадия двух бластомеров) наступает лишь на вторые сутки после овуляции. В норме оплодотворение происходит в верхней или средней третях яйцевода (см. рис. 65, А), но может иметь место также в воронке или даже в брюшной полости. Как исключение описана и яичниковая беременность, по-видимому, явившаяся результатом оплодотворения яйцеклетки, не вышедшей из граафова пузырька.

Как справедливо отмечает А. П. Дыбан (1959), данные, относящиеся к животным, не могут быть безоговорочно перенесены на человека. Этиологическое¹ значение в пренатальной смертности человека перезревания половых клеток, вероятно, еще более значительно, чем у ряда животных. Последнее связано с особенностями функции размножения у человека, благодаря которым осеменение практически может иметь место на протяжении почти всего менструального цикла и, следовательно, более вероятно становится участие в оплодотворении перезревших половых клеток. Юнг (Young, 1953) указывает, что ряд прямых наблюдений, проведенных в последние годы за рубежом при искусственном осеменении субфертильных² женщин, свидетельствует о прямой связи появления патологически измененных зародышей с фактором перезревания половых клеток (подробнее см. А. П. Дыбан, 1959).

У человека перезревание половых клеток может быть обусловлено в каждом отдельном случае тем, что сперматозоиды попали в женские половые пути либо слишком задолго до овуляции (перезревание спермиев), либо, напротив, слишком вскоре после нее (перезревание яйцеклетки).

Чаше и легче всего зачатие происходит у женщин, по одним данным (Штекель), сразу же после менструации и вплоть до второй недели после ее начала, тогда как совокупления, произведенные в последнюю неделю менструального цикла, т. е. перед следующей менструацией, редко влекут за собой оплодотворение. По другим наблюдениям (Кнаус), женщина с правильным 28-дневным менструальным циклом легче всего может зачать во время с 11-го по 17-й день, считая с первого дня последней менструации; с 18-го же дня до наступления следующей менструации она является физиологически бесплодной. Этим обстоятельством Кнаус рекомендует пользоваться для борьбы с бесплодием и для предохранения от нежелательной беременности.

У человека в результате гаметогенеза образуются один род яйцеклеток (каждая имеет по X-хромосоме) и два рода сперматозоидов (при редукционном делении одна мужская гамета получает X-хромосому, другая — Y-хромосому). Оба рода спермиев образуются в равном количестве, поэтому с точки зрения статистической вероятности яйцеклетка имеет одинаковый шанс быть оплодотворенной либо спермием с X-, либо спермием с Y-хромосомой. Однако физиологические условия оплодотворения вносят поправку в эти результаты (100 : 106 в пользу мужского пола). Ряд гинекологов (например, К. К. Скробанский) предполагает, что, например, трудности, связанные с прохождением сперматозоидов через узкую, неподатливую фаллопиеву трубу первобеременных (особенно пожилых) или затрудненное осеменение перезревших яйцеклеток, которые сперматозоид встречает перед самой менструацией, увеличивают шансы для оплодотворения «мужским», более легким и подвижным сперматозоидом. Зигель (Siegel) установил, что если зачатие наступило от полового сношения перед самой менструацией, то в большинстве случаев рождаются мальчики. Это в известной мере разъясняется экспериментами Гертвига: если икра лягушки оплодотворяется своевременно, то получаются в одинаковом количестве женские и мужские особи; при задерж-

¹ Этиология — учение о причинах.

² Т. е. с пониженной способностью к зачатию.

ке оплодотворения спесенной икры развиваются преимущественно или даже почти исключительно головастки мужского пола.

У человека может иметь значение для преимущественного оплодотворения яйцеклеток сперматозоидами типа X или типа Y гормональный баланс женского организма, который, как известно, изменяется на протяжении менструального цикла (поступление в кровь в определенные фазы цикла фолликулина, прогестерона и т. д.), что требует специальной экспериментальной проверки на лабораторных млекопитающих.

ВНУТРИУТРОБНОЕ РАЗВИТИЕ

(эмбриональный и плодный периоды)

Индивидуальное развитие человека делится на два качественно различных и резко разграниченных периода: внутриутробный и внеутробный. Границу между этими периодами составляют роды (отчего можно говорить также о пренатальном и постнатальном периодах). Внутриутробный период длится в среднем и чаще всего 280 дней, или 10 лунных месяцев, однако нередко с индивидуальными отклонениями в ту или другую сторону.

В акушерской практике называют развивающийся организм в течение первых двух месяцев внутриутробной жизни зародышем (эмбрионом), с третьего по десятый лунный месяц — плодом (foetus). Однако в эмбриологии такое деление мало распространено, и, например, крупнейший советский эмбриолог П. П. Иванов называет зародышем развивающийся организм на любой стадии его развития — от оплодотворения до рождения на свет (или, у яйцекладущих организмов, до вылупления из яйцевых оболочек). Термин «плод» он, как и многие другие эмбриологи, применяет к зародышу, взятому вместе с его плодными оболочками (амнион, хорион и т. д.), опять-таки на любой из стадий развития от оплодотворения до рождения. С другой стороны, Г. А. Шмидт говорит о зародышестве и плодном периодах развития, но наряду с ними принимает еще предплодный период (у человека 3-й и 4-й месяцы внутриутробного развития). Учитывая назначение настоящего очерка, здесь будут применяться термины «зародыш» и «плод» в том смысле, в каком эти понятия укоренились в акушерской практике¹.

ДРОБЛЕНИЕ. ВОЗНИКНОВЕНИЕ БЛАСТОЦИСТЫ

В 1944 г. впервые удалось наблюдать дробление яйцевых клеток человека (из оперативно удаленных яичников) *in vitro* на соответствующей питательной среде (плазма крови), после оплодотворения их человеческой спермой (Менкин и Рокк, 1948). Большинство зигот не стало развиваться дальше первого деления дробления, лишь одна из них совершила еще одно деление, образовав три бластомера. В последнее время (Шеттлз, 1955) удалось добиться в условиях *in vitro* и более поздних стадий развития зародыша (например, 11-клеточной). У нас подобное же изучение ранних стадий дробления проведено Г. Н. Петровым (1958). На основании характера первых делений дробления и образующихся первых бластомеров можно утверждать, что по крайней мере ранние стадии дробления протекают у человека так же, как у обезьян и других плацентарных млекопитающих.

¹ Вместе с тем необходимо с самого начала категорически отвергнуть давно оставленные научной эмбриологией, но широко, к сожалению, используемые клиницистами слова акушерско-фельдшерского жаргона «яйцо» и «плодное яйцо» в смысле зародыша с его оболочками. Термин «яйцо» законно употреблять в науке только в смысле яйцеклетки с ее оболочками. Но так как, наряду с этим, эмбриологи обозначают этим термином также и зиготу, и дробящийся зародыш («дробление яйца»), и такое сложное образование, как куриное яйцо с его третичными оболочками (секретуемыми яйцеводом и маткой), то здесь этот термин вообще не будет употребляться, и вместо него будут использованы более точные названия — «яйцеклетка», «зигота», «зародыш на стадии дробления», «бластодермический пузырек (бластоциста)» и т. д.

Дробление зародыша человека, как и у всех плацентарных млекопитающих, полное, асинхронное, с резкой неправильностью в чередовании борозд дробления и в последовательности увеличения числа бластомеров: за стадией двух бластомеров (рис. 68, А) следует не стадия четырех, как у ланцетника и амфибий, а трех бластомеров. Описаны зародыши на стадиях 5, 8, 11—12 бластомеров (см. рис. 68, Б, В). С первых же делений намечаются два рода бластомеров: одни несколько более крупные и темные, другие — несколько мельче и светлее. Мелкие светлые бластомеры обрастают одним слоем кучку более крупных и темных бластомеров, окружая их в конце концов со всех сторон.

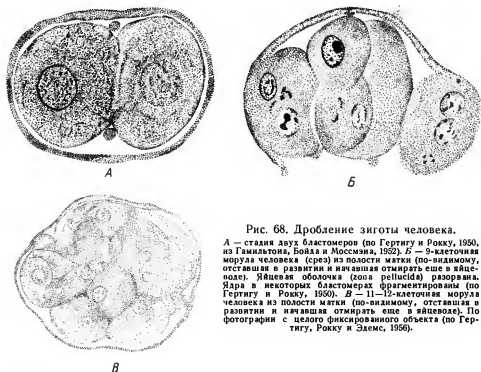


Рис. 68. Дробление зиготы человека.

А — стадия двух бластомеров (по Гертигу и Рокку, 1950, из Гамильтона, Бойля и Моссмэна, 1952). Б — 9-клеточная морула человека (срез) из полости матки (по-видимому, отставшая в развитии и начинавшая отмирать еще в яйцевом). Яйцевая оболочка (zona pellucida) разорвана. Ядра в некоторых бластомерах фрагментированы (по Гертигу и Рокку, 1950). В — 11—12-клеточная морула человека из полости матки (по-видимому, отставшая в развитии и начинавшая отмирать еще в яйцевом). По фотографии с целого фиксированного объекта (по Гертигу, Рокку и Элемс, 1956).

Наружный слой более мелких и светлых бластомеров дает начало трофобласту — специфической, рано дифференцирующейся ткани, непосредственно соприкасающейся позднее с тканями слизистой оболочки матки. Внутренняя кучка более крупных и темных бластомеров получила наименование «эмбриобласта», т. е. в буквальном переводе «зачатка зародыша», поскольку она дает позднее начало всем клеткам самого зародыша, а также, впрочем, целому ряду «внезародышевых» частей (кроме трофобласта).

В таком виде (см. рис. 68, В) зародыш человека внешне ничем существенным не отличается от зародышей кролика и других млекопитающих на стадии морулы.

Уже в яйцевом в зародыше образуется полость, заполненная жидкостью, вследствие чего он принимает вид «бластоцисты» или «бластодермического пузырька» (рис. 69). Трофобласт в виде одного слоя клеток окружает полость, заполненную жидкостью (полость плодного пузыря), а на одном из полюсов такого шаровидного зародыша к трофо-

бласту изнутри прилегает кучка клеток эмбриобласта — зародышевый узелок. На этой стадии (пять-шесть дней внутриутробного развития) зародыш человека также похож на зародышей многих других плацентарных млекопитающих на стадии бластоцисты.

Между тем, до недавнего времени предполагалось (и до сих пор фигурирует во многих учебниках и руководствах по эмбриологии, см., например, Бейнг — Boenig, 1957), будто у человека нет стадии бластоцисты с полостью. На основании описаний ранних зародышей, оказавшихся впоследствии патологически измененными (Тичер и Брайс, Меллендорф и др.), считали, что пространство между трофобластом и экто-энтодермальной кучкой клеток с самого начала заполняется внезародышевой мезодермой. К такому плотному (не полую) зародышу было применено название «стер-бодула» (см., например, А. А. Заварзин, 1939).

Период дробления, завершающийся формированием бластоцисты и предшествующий имплантации, подразделяется на две примерно рав-

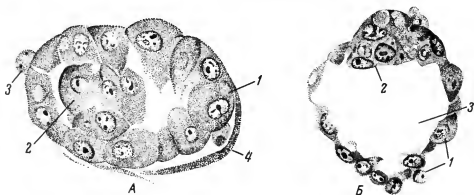


Рис. 69. Зародыши человека на стадии бластоцисты (по Гертигу, Рокку, Эдемс и Муллиган, 1954).

А — нормальная 58-клеточная бластоциста человека (срез) из полости матки. 4 дня внутриутробного развития. Размеры (на фиксированном препарате) $101 \times 73 \mu$. 1 — клетки трофобласта; 2 — клетки эмбриобласта; 3 — редукционное тело; 4 — остатки зона pellucida. Б — нормальная 107-клеточная бластоциста человека (срез) из полости матки. 4½ дня внутриутробного развития. Размеры (на фиксированном препарате) $91 \times 83 \mu$. 1 — трофобласт; 2 — эмбриобласт; 3 — полость плодного пузыря.

ные по продолжительности, но резко отличающиеся по темпам развития фазы. В течение первых трех суток зародыш продвигается по яйцеводу вследствие тока жидкости, гонимой главным образом перистальтическими сокращениями мускулатуры яйцевода и отчасти мерцанием ресничек его эпителия. В течение этой фазы дробление протекает чрезвычайно медленно, в среднем по одному делению в сутки, и, таким образом, к концу этой фазы, попадая из яйцевода в матку, зародыш достигает всего лишь 8-клеточной стадии. В течение следующих трех дней, т. е. от момента попадания из яйцевода в матку и до начала имплантации, зародыш, находясь в свободном состоянии в жидкости, омывающей слизистую оболочку матки, успевает претерпеть значительно большее количество клеточных делений и достигает уже к середине шестых суток стадии 107 клеток, а к началу имплантации состоит из еще гораздо большего количества клеток.

ИМПЛАНТАЦИЯ. ДИФФЕРЕНЦИРОВКА ТРОФОБЛАСТА

Процесс имплантации (лат. *implantatio* — вращание, укоренение) заключается в прикреплении зародыша к внутренней поверхности стенки матки и его внедрении в ткани слизистой оболочки.

До недавнего времени предполагалось, что у человека имплантация происходит на 10-е сутки после овуляции и оплодотворения. Однако, судя по тому, что оба 7½-дневных зародыша, описанные Гертгом и Рокком, находятся в процессе далеко зашедшей имплантации (рис. 70, А), причем лишь незначительная часть стенки бластоцисты остается к этому моменту свободной, не погружившейся в слизистую оболочку

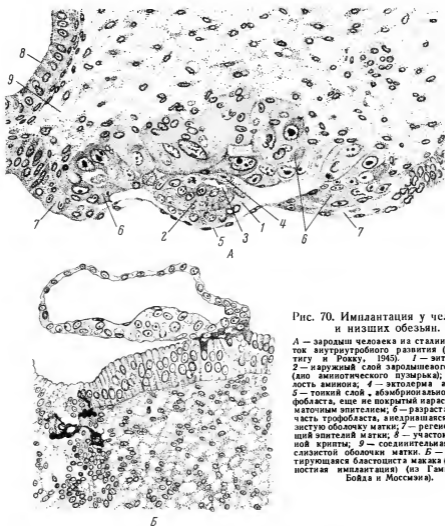


Рис. 70. Имплантация у человека и низших обезьян.

А — зародыш человека на стадии 7½ суток внутриутробного развития (по Гертгу и Рокку, 1945). 1 — энтодерма; 2 — наружный слой зародышевого щитка (или амниотического пузыря); 3 — полость амниона; 4 — эктодерма; 5 — тонкий слой «эмбрионального» трофобласта, еще не покрытый нарастающим маточным эпителием; 6 — разрастающаяся часть трофобласта, внедряющаяся в слизистую оболочку матки; 7 — регенерирующий эпителий матки; 8 — участок маточной крипты; 9 — соединительная ткань слизистой оболочки матки. Б — имплантирующаяся бластоциста макаки (поверхностная имплантация) (из Гамильтона, Бойда и Моссмана).

матки, — следует думать, что имплантация начинается на 7-е сутки внутриутробной жизни. По всей вероятности, начальные стадии имплантации (у человека до сих пор не изученные) весьма сходны с тем, что довольно подробно прослежено у низших обезьян, у которых наблюдается поверхностная имплантация (см. рис. 70, Б). Трофобласт в том участке, который прилежит к слизистой оболочке матки, принимает плазмодинальное строение и образует выросты, разрушающие эпителий матки и быстро разрастающиеся и внедряющиеся в глубь слизистой оболочки. Выбатываемые трофобластом гистолитические ферменты обеспечивают разрушение не только эпителия и соединительной ткани,

но и стенки сосудов. Гистiotрофий тип питания зародыша сменяется геотрофным.

Особенностью высших (человекообразных) обезьян и человека является то, что при этом довольно быстро вся бластоциста погружается в толщу слизистой оболочки матки (интерстициальная имплантация). В ходе разрастания трофобласта бластоциста, по-видимому, отдает часть жидкости из своей полости наружу, полость ее уменьшается, в результате понижения тургора стенки бластоцисты спадаются, прогибаются. Эти изменения облегчают погружение бластоцисты в ткани слизистой оболочки; имплантационное отверстие имеет намного меньший диаметр, чем первоначальный поперечник бластоцисты. После проникновения бластоцисты в слизистую оболочку полость ее снова заполняется жидкостью и увеличивается в объеме, и бластоциста опять округляется. Имплантация протекает быстро: за 24 ч бластоциста погружается больше чем наполовину, а за 40 ч — целиком. Дефект слизистой оболочки и имплантационный кратер заполняются массой фибрина с примесью свернувшейся крови и частиц материнских тканей, в которую врастают элементы трофобласта. Полное заживление дефекта за счет регенеративных процессов в эпителии и соединительной ткани занимает около 5 суток.

По-видимому, решающим условием, от которого зависит начало имплантации, является не столько готовность слизистой оболочки матки к восприятию зародыша, сколько степень зрелости трофобласта самой бластоцисты и его ферментативных систем. Неактивные ферменты трофобласта достаточно зрелой бластоцисты при соприкосновении со слизистой оболочкой матки переходят в активное состояние и начинают оказывать гистолитическое действие на материнские эпителии и соединительную ткань. Одновременно первичный трофобласт бластоцисты, имеющий до этого целиком клеточную структуру, в местах соприкосновения с тканями слизистой оболочки начинает образовывать плазмоднальные (симпластические) участки, которые быстро увеличиваются в объеме за счет всасываемых питательных веществ. Трофобласт еще непогрузившихся частей бластоцисты остается тонким и сохраняет клеточную структуру, пока не дойдет очередь и до него. Ядра образующегося плазмодиотрофобласта быстро размножаются амитотически. По мере погружения бластоцисты в слизистую оболочку все новые участки цитотрофобласта дают начало плазмоднальным массам, и в конце концов большинство клеток первичного цитотрофобласта расходуется на образование плазмодиотрофобласта. Этот рано образующийся плазмодиотрофобласт обладает резко выраженными гистолитическими и инфильтративными свойствами и получил название инвазионного плазмодия.

Сохранявшиеся отдельные клетки первичного цитотрофобласта несколько позже дают начало мощным цитотрофобластическим разрастаниям, но, кроме того, непрерывно продуцируют новые генерации симпластических масс. Вслед за инвазионным плазмодием образуется другая генерация плазмодиотрофобласта, которую некоторые исследователи (например, К. Мазанец, 1959) характеризуют как «индифферентную» и «незрелую». Для подобной характеристики, однако, нет достаточных оснований, поскольку речь идет о специфической, необратимо дифференцированной ткани — трофобласте. За счет периферических частей этого плазмодиотрофобласта, непрерывно разрастающихся при интенсивном амитотическом размножении ядер, формируется зрелый имплантационный плазмодий, непосредственно соприкасающийся с тканями слизистой оболочки и разрушающий их. В нем постепенно возникает система связанных друг с другом лакун, заполняющихся материнской кровью в результате разрушения сосудов слизистой оболочки. На поверхности плазмодиотрофобласта, выстилающего эти лакуны, дифференцируется щеточная каемка, которая, по мнению некоторых (например, К. Мазанца), «функционально вполне заменяет эндотелиальный покров».

Элементы цитотрофобласта размножаются митотически и, становясь все более многочисленными, вновь окружают полость бластоцисты правильным непрерывным слоем. Клетки цитотрофобласта принимают кубическую форму и выстраиваются наподобие однорядного эпителия. Начиная с 9-го или 10-го дня внутриутробного развития размножение и разрастание цитотрофобласта становится настолько интенсивным, что он образует массивные почкообразные вращающиеся в толщу плазмодиотрофобласта. Соотношение массы плазмодиотрофобласта и цитотрофобласта изменяется в пользу последнего. Имплантационный плазмодиотрофобласт постепенно исчезает, заменяясь резорбционным плазмодиотрофобластом, который образуется частично за счет измененного имплантационного, но главным образом как новая генерация плазмодиотрофобласта за счет митотической деятельности цитотрофобласта.

В начальных фазах имплантации структура эндометрия не отличается от нормального эндометрия той же фазы менструального цикла в отсутствие беременности. Но по мере погружения бластоцисты в слизистую оболочку, начиная с 8—9-го дня после оплодотворения, вокруг бластоцисты усиливается васкуляризация. Часть соединительнотканых клеток эндометрия, увеличиваясь в размерах, округляясь и накапливая гликоген, становится децидуальными клетками.

Как показали экспериментальные исследования П. Г. Светлова и его сотрудников на крысах, первый критический период развития (период наибольшей чувствительности ко многим повреждающим факторам) у млекопитающих совпадает именно с процессом имплантации. Данные патологической эмбриологии показывают, что так же обстоит и при развитии человека (А. П. Дыбан, 1959). С помощью выростов трофобласта — первичных ворсинок, все более увеличивающих поверхность своего соприкосновения с кровью и тканями материнского организма, зародыш всасывает питательные вещества из разрушаемых им материнских тканей и материнской крови. Из крови же матери он получает и кислород, необходимый для дыхания. Наконец, в кровь матери поступают из зародыша продукты его обмена веществ, частично обезвреживаемые ферментативной и гормональной деятельностью плаценты.

Раннее и очень мощное развитие трофобласта, который уже к концу первой недели развития дифференцируется на два слоя, характерно для приматов и человека. Разрастание трофобласта происходит не равномерно со всех сторон, а вначале преимущественно на одном из полюсов зародыша, имеющего на этой стадии приблизительно округлую или, точнее, чечевицеобразную форму (см. рис. 70, А), а именно на полюшарий, обращенном к толще слизистой оболочки матки.

Всасываемая зародышем из слизистой оболочки матки и из материнской крови жидкость скапливается во все большем количестве в зародыше, приводя к образованию довольно обширной полости, окруженной со всех сторон одним слоем клеток трофобласта, и к увеличению размеров всего зародыша. На одном из полюсов такого пузыревидного зародыша видна кучка клеток эмбриобласта, прилегающая изнутри к одному из участков утолщенной части трофобласта, соответствующая «зародышевому узелку» других млекопитающих. Из эмбриобласта выклиниваются в полость бластодермического пузырька клетки внезародышевой мезодермы.

Из рассмотренного видно, что, в противоположность поверхностной имплантации, свойственной зародышам кролика, низших обезьян и многих других млекопитающих, имплантация у высших (человекообразных) обезьян и человека имеет характер интерстициальной (погружной) имплантации.

**ПЕРВАЯ ФАЗА ГАСТРУЛЯЦИИ.
ОБРАЗОВАНИЕ ЗАРОДЫШЕВОГО ЩИТКА,
АМНИОНА И ЖЕЛТОЧНОГО МЕШКА.
ВНЕЗАРОДЫШЕВАЯ МЕЗОДЕРМА**

От кучки клеток зародышевого узелка отщепляется один слой клеток, обращенный к полости образовавшегося плодного пузыря, заполненного жидкостью с рыхло расположенными в ней клетками внезародышевой мезодермы. Этот отщепляющийся от зародышевого узелка слой клеток представляет собой энтодерму, а процесс ее отщепления — не что иное как первая фаза гастрюляции. Таким образом, как у всех высших позвоночных, первая фаза гастрюляции (т. е. обособление энтодермы, внутреннего зародышевого листка) у человека происходит путем деляминации. Именно такое строение имеет 7^{1/2}-дневный зародыш, достигающий в поперечнике (считая со всеми плодными оболочками) 0,5 мм и находящийся в процессе имплантации (см. рис. 70, А).

Судя по отношениям, обнаруженным у других плацентарных млекопитающих, в том числе и обезьян, энтодерма, отщепившись от остального клеточного материала зародышевого пузырька, затем заворачивается своими краями, образуя сначала форму блюдца, затем более глубокой чаши и, наконец, вследствие срастания ее краев принимает форму замкнутого пузырька — желточного пузырька.

Впрочем, реальный процесс формирования замкнутого желточного пузырька у зародыша человека пока не прослежен, так как в имеющемся в распоряжении эмбриологов материале недостает ряда последовательных стадий. Поэтому способ формирования желточного пузырька разные исследователи представляют себе по-разному (рис. 71). По Гертигу и Рокку, «первичный желточный мешок» вначале имеет энтодермальную крышу, боковые же части и дно его выстланы уплощенными клетками мезодермы («экзоцеломическая мембрана» Хьюзера). Затем выстилающая энтодермой часть отшнуровывается перетяжкой от части, выстилающей мезодермой, и становится вторичным желточным мешком, остальная же (выстилающая мезодермой) часть становится экзоцеломом. По Жерару и Штиву, энтодерма обрастает изнутри полость первичного желточного мешка, и последний целиком превращается во вторичный желточный мешок. Наконец, по Штраусу и Штарку, энтодермальная пластинка клеток находится поверх замкнутой экзоцеломической полости и сворачивается в пузырек, ни на одной стадии не будучи связана с выстилкой экзоцелома. По Штарку, остатки экзоцелома, выстланные уплощенными клетками мезодермы, могут некоторое время сохраняться в виде цист в тяжах клеток внезародышевой соединительной ткани, связывающих желточный пузырек с хорионом.

В остальном клеточном материале зародышевого узелка образуется полость вследствие раздвигания клеток и скопления жидкости в центре клеточной кучки. Эта полость увеличивается, клетки располагаются вокруг нее в виде правильного слоя, приобретает эпителиоподобную форму и так возникает второй пузырек — амниотический пузырек. Та часть стенки амниотического пузырька, которая обращена к желточному пузырьку, утолщена, так как клетки здесь более высокопризматические, и слегка уплощена, как и прилегающая к ней часть стенки желточного пузырька.

Итак, зародыши человека начиная с 9-х суток (и кончая 14 сутками) внутриутробного развития имеют следующее строение (рис. 72): наружный слой (стенка) плодного пузыря образован мощно разросшимся трофобластом с его первичными ворсинками. Полость плодного пузыря заполнена рыхло расположенными тяжами клеток внезародышевой мезодермы, в петлях между которыми находятся лакуны, заполненные жидкостью. Ближе к утолщенной части стенки плодного пузыря, обращенной в глубь стенки матки, во внезародышевой мезенхиме находятся два пузырька, вплотную прилегающих друг к другу, — амниотический и

желточный. Прилегающие друг к другу части стенок амниотического и желточного пузырьков образуют вместе зародышевый щиток — материал, из которого в дальнейшем формируется собственно тело зародыша. При этом утолщенное дно амниотического пузырька (рис. 73, 74) представляет собой наружный слой зародышевого щитка, включающий в себя клеточный материал всех будущих зачатков зародыша, кроме энтодермы. Прилегающая ко дну амниотического пузырька

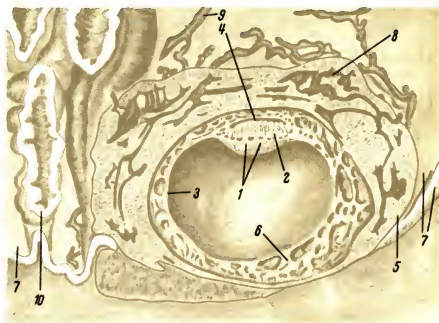


Рис. 71. Схематический разрез 12-дневного зародыша человека (по Гертигу и Рокку, из Гамильтона, Бойда и Моссмэна, 1952).

1 — энтодерма; 2 — наружный слой зародышевого щитка; 3 — экзотеломическая мембрана; 4 — амнион; 5 — трофобласт; 6 — внезародышевая мезодерма с лакунами; 7 — эндометрий; 8 — лакуны с материнской кровью; 9 — сосуды слизистой оболочки матки; 10 — железы матки.

крыша желточного пузырька представляет собой зародышевую, или кишечную, энтодерму. Остальные части обоих пузырьков — внезародышевые, а именно: боковые части и крыша амниотического пузырька представляют собой эктодерму амниона, а боковые части и дно желточного пузырька являются желточной энтодермой¹.

Внезародышевая мезодерма образует несколько уплотненные, т. е. с более густым расположением клеток, слои непосредственно под трофобластом (см. рис. 72) и вокруг каждого из двух пузырьков —

¹ По данным недавних исследований американских авторов (Гертиг, Рокк, Эдемс, Муллинган, 1954), у 7½—8-дневных зародышей эктодерма амниона возникает из «амниогенных клеток», выселяющихся будто бы из трофобласта. По этим данным, вначале зародышевый щиток сверху не покрыт амнионом, а следовательно, амниотический пузырек лишен крыши и представляет не пузырек, а слегка вогнутую пластинку. Если эта трактовка подтвердится, то и сам термин «амниотический пузырек» станет излишним, поскольку будет доказано, что эктодерма амниона и верхний слой зародышевого щитка возникают из разных источников и соединяются друг с другом вторично, а не происходят из единого образования («пузырька»).

Рис. 72. Разрез 14-дневного зародыша человека ВМА-1* (ориг. рис. З. Д. Земцовой).

1 — дно амниотического пузыря (наружный слой зародышевого щитка); 2 — амнион; 3 — внутренняя поверхность желточного пузыря (желточный щиток); 4 — желточная антагра; 5 — ступка желкости в полости плодного пузыря; 6 — соединительнотканый слой хорiona; 7, 8 — цитотрофобласт; 9 — плазмодендриты; 10 — лакуны с материнской кровью.



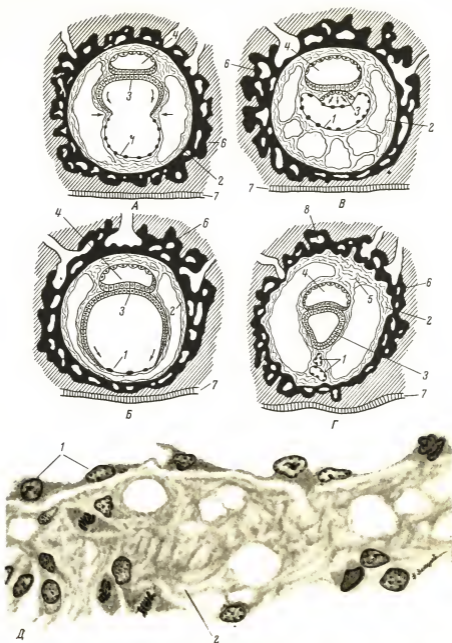


Рис. 73. Различные теории возникновения желточного мешка и эктоцеломической мембраны у зародыша человека (А—Г—из Штарка, 1956; Д—ориг. рис. З. Д. Земцовой).

А — отщипывание «дефинитивного» желточного мешка от первичного желточного мешка, теория Гертга и Рокка; Б — «дефинитивный» желточный мешок обрастает изнутри полость в мезенхиме, представляющую собой первичный желточный мешок, — теория Жерара, Штивве; В — образование «дефинитивного» желточного мешка путем сворачивания энтодермальной пластинки, теория Штрауса, Штарка; Г — 15-дневный зародыш человека с уже образовавшимся желточным мешком и амниотической ножкой. Остатки эктоцеломы сохранились в виде цист (1) (из Штарка); Д — «эктоцеломическая мембрана» 14-дневного зародыша человека «ВМА-1». 1 — сохранившиеся участки эктоцеломической мембраны (по Жерару — эпителии первичного желточного мешка); 2 — соединительнотканый слой хориона; 3 — энтодерма «дефинитивного» желточного мешка; 4 — амниотическая полость; 5 — амниотическая ножка; 6 — трофобласт; 7 — эпителий матки.

амниотического и желточного. Кроме того, от одного из пунктов амниотического и желточного пузырьков по направлению к трофобласту тянется уплотненный, более толстый, чем остальные ее перекладины, тяж клеток внезародышевой мезодермы (см. рис. 77, 3; 78, 4). Место отхождения этого тяжа от стенок обоих пузырьков обозначает будущий задний конец тела зародыша. Этот уплотненный тяж клеток внезародышевой мезодермы получил название амниотической ножки. Он представляет собой не что иное, как мезодерму аллантоиса, которая, таким обра-

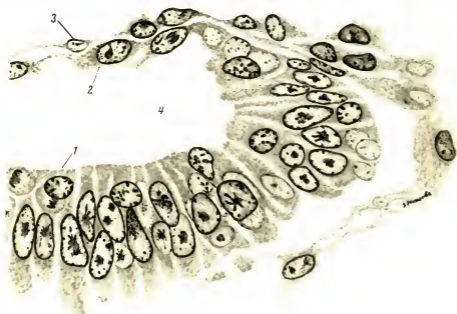


Рис. 74. Участок разреза через амниотический пузырек 14-дневного зародыша человека „ВМА-1“ (ориг. рис. З. Д. Земцовой).

1 — наружный слой зародышевого щитка; 2 — эктодерма амниона; 3 — мезодермальный слой амниона; 4 — полость амниона.

зом, оказывается у зародыша человека сформированной раньше, чем образуется эпителиальный зачаток аллантоиса, и представляет собой как бы заранее подготовленный путь (или ложе), по которому позднее растут сосуды зародыша, подрастая к трофобласту.

Таким образом, на описанной стадии (9—14 суток внутриутробного развития) человеческий плод образован главным образом мощно развитыми внезародышевыми частями (трофобласт, внезародышевая мезенхима, амнион, желточный мешок, амниотическая ножка), и лишь ничтожная часть его (дно амниотического и крыша желточного пузырьков) представляет собой материал, из которого позднее сформируется тело самого зародыша¹. Иначе говоря, еще до начала формирования самого тела зародыша развиваются прежде всего вспомогательные

¹ Термин «внезародышевые части» весьма условен, так как хорион, амнион и т. д. образуются разрастанием частей самого зародыша, а не материнского организма. По существу, речь идет о провизорных зародышевых органах.

«внезародышевые» части, создающие необходимые условия для развития зародыша как такового. Трофобласт (рис. 75, 76) обеспечивает питание зародыша, внезародышевая мезенхима и жидкость полости плодного пузыря, участвуя в процессах обмена, создают жидкую среду и механическую защиту. В общих чертах все названные особенности

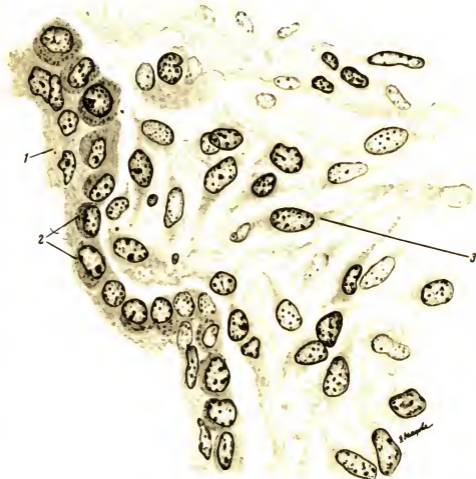


Рис. 75. Участок разреза через стенку плодного пузыря (хориальную пластинку) 14-дневного зародыша человека „ВМА-1“ (ориг. рис. З. Д. Земцовой).

1 — плазмодиотрофобласт; 2 — цитотрофобласт; 3 — соединительнотканый слой хориона.

ранних стадий развития выработались в процессе эволюции уже у низших приматов, однако чрезвычайно раннее и мощное развитие трофобласта и внезародышевой мезодермы характерно только для высших человекообразных обезьян и человека. У зародышей человека внезародышевая мезодерма обособляется раньше и развивается сильнее, чем даже у наиболее близких к человеку человекообразных обезьян (шимпанзе). Она рано (к концу второй недели) дифференцируется в соеди-

нительную ткань хориона и экзоцеломический эпителий, выстилающий полость плодного пузыря. Соединительная ткань хориона имеет разнообразный клеточный состав и межклеточное вещество, богатое мукополисахаридами и содержащее преколлагенные волокна.

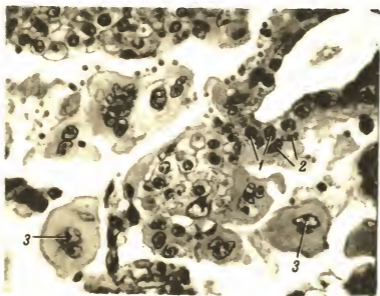


Рис. 76. Трофобласт 14-дневного зародыша человека „ВМА-1* (ориг., микрофото).

1 — цитотрофобласт; 2 — плазмодитрофобласт; 3 — гигантские клетки трофобласта.

ВТОРАЯ ФАЗА ГАСТРУЛЯЦИИ. **ПЕРВИЧНАЯ ПОЛОСКА, ПЕРВИЧНЫЙ УЗЕЛОК** **И ХОРДАЛЬНЫЙ ОТРОСТОК**

На 15-е сутки внутриутробного развития начинается вторая фаза гаструляции, которая протекает так же, как у птиц и плацентарных млекопитающих. Происходит перемещение клеток наружного слоя зародышевого щитка в направлении к будущему заднему краю щитка, в результате чего формируется первичная полоска. Она представляет собой утолщение зародышевого щитка, имеющее продолговатую форму и вытянутое по медиальной линии от заднего края щитка в направлении кпереди. На переднем конце первичной полоски формируется небольшое утолщение (возвышение) зародышевого щитка — первичный (или гензеновский) узелок. По медиальной линии первичная полоска слегка продавливается — образуется первичная бороздка. На вершине первичного узелка возникает впячивание — первичная ямка, которая делается глубже и, наконец, прорывает всю толщу обоих слоев зародышевого диска. Таким образом возникает сообщение между полостями амниотического и желточного пузырьков. Как показывает дальнейший ход развития, это сообщение, имеющее вид короткого и узкого канала, пронизывающего первичный узелок, соответствует нервно-кишечному каналу, открытому А. О. Ковалевским у ланцетника и низших позвоночных.

Расположение презумптивных участков, т. е. исходного, еще не дифференцированного клеточного материала будущих основных зачатков зародыша, у зародышей человека на этой стадии, по-видимому, примерно такое же, как в бластодиске птиц и плацентарных млекопитающих. Кпереди от первичного узелка располагается материал будущей хорды (хордальная пластинка), а еще далее спереди ее окружает в форме широкого серпа материал будущей нервной системы (нервная пластинка). Первичная полоска представляет собой материал будущей мезодермы.

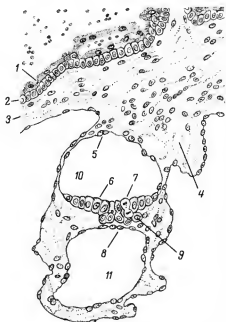


Рис. 77. Поперечный разрез 15-дневного зародыша человека на уровне первичной полоски (по Брюэру, из Гамилтона, Бойда и Моссмэна, 1952)

1 — плазмодиотрофобласт; 2 — цитотрофобласт; 3 — соединительная ткань хорнона; 4 — амниотическая полость; 5 — эктодерма амниона; 6 — наружный слой зародышевого щитка; 7 — митотически делящиеся клетки; 8 — энтодерма; 9 — мезодерма первичной полоски; 10 — амниотическая полость; 11 — полость желточного мешка.

требующим большого количества материала на его образование. Весь зародышевый щиток приобретает характерную, при взгляде сверху — грушевидную форму (см. рис. 78, А), передняя часть его сильно расширена, задняя — сужена. К этому времени изменяется форма как амниотического, так и желточного пузырьков: из округлых они становятся продолговато-овальными и несколько сжатыми с боков, особенно кзади.

Трофобласт с его первичными ворсинками и подстилающий его слой уплотненной внезародышевой мезенхимы вместе взятые образуют хорин (или ворсинчатую оболочку).

Эктодерма боковых стенок и крыши амниотического пузырька и прилегающий к ней слой внезародышевой мезенхимы вместе взятые образуют амнион. Энтодерма желточного пузырька и прилегающий к ней слой внезародышевой мезенхимы вместе взятые образуют жел-

Вследствие перемещения клеточных комплексов передний край первичного узелка, соответствующий дорсальной губе бластопора, надвигается на первичную полоску, причем хордальная пластинка подворачивается через этот край и погружается в промежуток между наружным и внутренним слоями зародышевого щитка, вытягиваясь здесь в форме «головного» (или хордального) отростка (см. рис. 46, 8 и 78, Б). При этом материал первичной полоски, погружаясь через края первичной бороздки, уходит также в промежуток между обоими слоями зародышевого щитка, образуя средний зародышевый слой, или мезодерму (рис. 77, 9). Клетки мезодермы смещаются вперед и в стороны, располагаясь по бокам (справа и слева) от хордального отростка. Таким образом, формируется характерный для хордовых осевой комплекс зачатков, поскольку на место, занятое раньше хордальной пластинкой, приходит материал вытягивающейся в длину нервной пластинки, а хордальный тяж оказывается подстилающим нервную пластинку. Нервная пластинка на переднем конце остается сильно расширенной, что у человека стоит в связи с особо сильным развитием головного мозга,

точный мешок. Желточный мешок у человека, как и у других плацентарных млекопитающих, не содержит желтка, а заполнен лишь содержащей белки и соли жидкостью. Не играя существенной роли в обеспечении питания зародыша, он, однако, сохраняет свою роль первого кровеносного органа зародыша: именно в мезенхимном слое желточного мешка возникают первые кровяные островки (см. рис. 80, 11), дающие начало первым кровяным клеткам и первым сосудам зародыша. Наиболее поверхностный слой клеток внезародышевой мезенхимы (или, точнее, внезародышевой мезодермы) желточного мешка несколько позже приобретает характер мерцательного эпителия и соответствует висцеральному листку целомнической мезодермы.

АЛЛАНТОИС, ХОРИОН, ПУПЧОНЫЙ КРУТ КРОВООБРАЩЕНИЯ

От заднего конца крыш желточного мешка врастает в амниотическую ножку продолговатый эпителиальный вырост колбасообразной формы — зачаток эпителиальной выстилки аллантоса (см. рис. 78, Б, 8 и рис. 80, А, 8). В развитии человека и высших обезьян аллантоис не играет существенной роли и остается недоразвитым. По-видимому, его функция

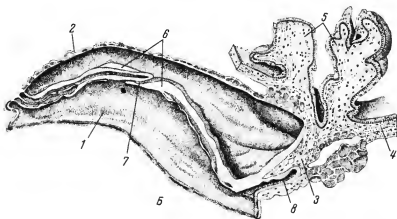
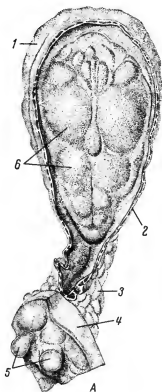


Рис. 78. 14-дневный зародыш человека (модели по Хьюзеру, 1932, из Гамильтона, Бойда и Моссмэна, 1952).

А — вид с поверхности (хорион и крыша амниона удалены); Б — вид в медиальном сагиттальном разрезе (большая часть хориона удалена, нижняя часть желточного мешка обрезана). 1 — желточный мешок; 2 — обрез амниона; 3 — амниотическая ножка; 4 — обрез хориона; 5 — обрез ворсинки хориона; 6 — зародышевый шноток; 7 — перво-кишечный канал; 8 — аллантоис.

сводится здесь к проведению позднее возникающих пупочных (плацентарных) сосудов, вырастающих из зародыша, по направлению к амниотической ножке.

Та часть хориона, которая обращена в сторону полости матки, вскоре делается гладкой, так как ворсинки здесь перестают образовываться, а прежние постепенно исчезают (гладкий хорион — *chorion laeve*). Наоборот, в части хориона, обращенной в глубь стенки матки, ворсинки усиленно развиваются, делаются все более многочисленными и разветвленными (ветвистый хорион — *chorion frondosum*) и все сложнее переплетаются с тканями матки, принимая вместе с ними участие в формировании специального органа связи зародыша с материнским организмом — плаценты. Соответственно в плаценте различают зародышевую часть (хорион с его ворсинками) и материнскую часть, состоящую из сильно видоизмененного участка слизистой оболочки матки, пронизанного ворсинками хориона и содержащего заполненные кровью лакуны, образовавшиеся в результате частичного разрушения кровеносных сосудов. Гладкий хорион представлен главным образом хориальным эпителием или цитотрофобластом, симпластический слой в нем редуцирован. На ворсинках же, напротив, мощно развит симпластический слой трофобласта, а клеточный слой представлен лишь местами (островками).

Вырастающие из тела зародыша пупочные сосуды (см. рис. 81, 2 и 3) подрастают по амниотической ножке к мезенхимному слою хориона и разветвляются в нем. Это происходит в начале 3-й недели внутриутробного развития. Их тончайшие веточки вместе с сопровождающей их мезенхимой врастают в ворсинки хориона. Таким образом, первичные ворсинки хориона (представляющие простые выросты трофобласта) заменяются вторичными ворсинками, содержащими под поверхностным слоем трофобласта мезенхиму и сосуды.

ФОРМИРОВАНИЕ ТЕЛА ЗАРОДЫША, ДИФФЕРЕНЦИРОВКА ЭМБРИОНАЛЬНЫХ ЗАЧАТКОВ, СЕГМЕНТАЦИЯ МЕЗОДЕРМЫ

С 20-го дня внутриутробного развития начинается новый период в формировании зародыша, главными особенностями которого являются: 1) начало обособления тела зародыша от так называемых внезародышевых частей; 2) образование нервных валиков и начало замыкания нервного желобка в нервную трубку (рис. 79) и 3) начало сегментации и дифференцировки мезодермы. На основании последнего признака данный период может быть назван также сомитным, или периодом сегментации.

Обособление тела зародыша от внезародышевых частей начинается с того, что зародышевый щиток становится выпуклым, а затем края его, начиная с переднего, а затем и с заднего концов по направлению к середине, отделяются от эктодермы амниона «туловищной складкой» или, точнее, перехватом (рис. 80, *Б* и *В*). Этот перехват углубляется, приподнимая формирующееся тело зародыша над дном амниотической полости. В связи с ростом зародыша и разрастанием (расширением) амниона связь между телом зародыша и амнионом, вначале очень широкая, делается все уже, принимая форму стебелька, на котором как бы сидит зародыш (рис. 81—83). В соответствии с изменением формы тела зародыша (из распластанного в виде зародышевого щитка он становится объемным) энтодермальная крыша желточного мешка (кишечная энтодерма) втягивается в тело зародыша и образует зачаток кишки. Этот

зачаток кишки вначале слепо замкнут с переднего и заднего концов, т. е. лишен ротового и заднепроходного отверстий. (Последние прорываются значительно позднее). В средней части зародыша кишка остается в широком сообщении с желточным мешком и только в передней и задней частях замкнута в трубку (см. рис. 80). Отверстие, ведущее в переднюю кишку, называется передними (или головными) кишечными воротами (см. рис. 80, Б), в заднюю кишку ведут задние (или хвостовые) кишечные ворота. Вследствие замыкания крыши желточного мешка в кишечную трубку (начиная с переднего и заднего концов), аллантоис оказывается теперь отходящим от задней кишки в виде ее слепого выроста (см. рис. 80, 8).

Одновременно с обособлением тела зародыша от внезародышевых частей начинается и образование нервных валиков: края нервной пластинки утолщаются и приподнимаются над остальной эктодермой (см. рис. 79, Б), после чего начинается замыкание образовавшегося таким образом нервного желобка в нервную трубку. Это замыкание начинается в будущей шейной области зародыша и постепенно продолжается в каудальном направлении. Замыкание передней (головной) части нервной пластинки в трубку задерживается, так как в этой области нервная пластинка сильно расширена. Это, как уже было сказано, стоит в связи с большим количеством исходного материала, необходимого для закладывания зачатка головного мозга, гребующего значительного времени для своей дифференцировки. Замыкание этой головной области нервной пластинки происходит также постепенно, но в направлении сзади кпереди. По мере замыкания нервной пластинки за счет мате-

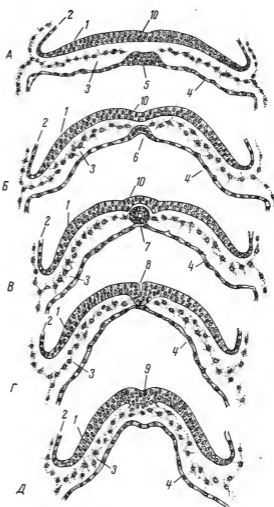


Рис. 79. 18-дневный зародыш человека, поперечные разрезy на пяти различных уровнях (А — на уровне прехордальной пластинки, Б — несколько каудальнее, В — на уровне головного отростка, Г — на уровне гензеновского узелка, Д — на уровне первичной полоски) (по Хьюзеру 1932, из Гамильтона, Бойда и Моссмэна, 1952)
1 — зародышевая эктодерма; 2 — эктодерма амниона; 3 — мезодерма; 4 — энтодерма; 5 — прехордальная пластинка; 6, 7 — хордальный („головной“) отросток; 8 — гензеновский узелок с первичной ямкой; 9 — первичная полоска; 10 — нервная пластинка.

риала утолщенных, срастающихся друг с другом нервных валиков формируется ганглиозная пластинка, которая оказывается зажатой между

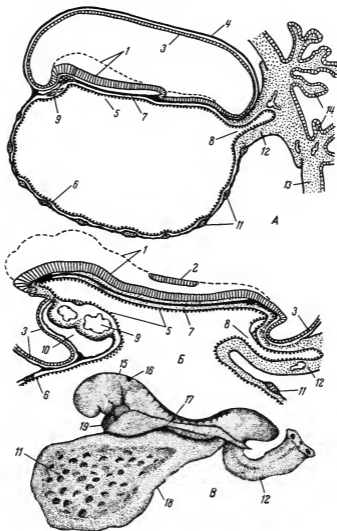


Рис. 80. Зародыши человека в начальной стадии обособления тела зародыша от внезародышевых частей.

А — схема саггитального разреза трехнедельного зародыша (в период образования первых сомитов); *Б* — схема саггитального разреза 22—23-дневного зародыша (7 пар сомитов); *В* — 25-дневный зародыш (17—18 пар сомитов), вид сбоку (хордон и амнион удалены). 1 — кожная эктодерма; 2 — замыкающиеся нервные валики; 3 — эктодерма амниона; 4 — мезодерма амниона; 5 — кишечная энтодерма; 6 — желточная энтодерма; 7 — хорда; 8 — аллантоис; 9 — энтодермальные зачатки сердца; 10 — перикардальная полость; 11 — кровяные островки; 12 — амниотическая ножка; 13 — хоральная пластинка; 14 — ворсинки хордоны; 15 — мезобульбарная жабберная дуга; 16 — слуховая ямка; 17 — обрезанный амнион; 18 — желточный мешок; 19 — сердечный выступ.

замкнувшейся нервной трубкой и срастающейся над нею кожной эктодермой. Ганглиозная пластинка сегментируется и дает начало метамерно расположенным зачаткам спинальных ганглиев. Отдельные группы

клеток, позднее выселяющиеся из ганглиозной пластинки в различные участки тела зародыша, дают начало вегетативным ганглиям, хромаффинной ткани надпочечников, хроматофорам и т. д.

Мезодерма, которая в результате второй фазы гастрюляции оказалась лежащей по бокам от хордального отростка в виде двух крыльев, распространяющихся к периферии, начиная с 20-го дня внутриутробного развития дифференцируется на более компактные и лежащие более медиально (т. е. непосредственно прилегая справа и слева к хордальному

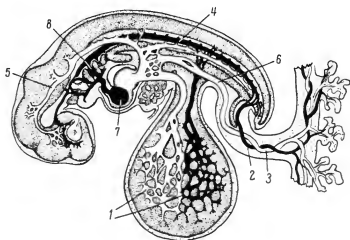


Рис. 81. Полусхематическое изображение основных частей сосудистой системы месячного зародыша человека (из Паттена).

1 — желточное сосудистое сплетение; 2 — пупочная артерия в амниотической ножке; 3 — пупочная вена; 4 — корсажная ворта; 5 — передняя и 6 — задняя кардинальные вены; 7 — сердце; 8 — третья артериальная жабберная дуга.

отростку) сомиты и на более рыхлые периферические участки — спланхнотомы (или «боковые пластинки»). Матернал сомитов сегментируется, т. е. подразделяется на метамерно расположенные друг за другом участки (спинные сегменты), матернал же спланхнотомов остается несегментированным. Сегментация, или метамеризация, матернала сомитов происходит постепенно, в направлении спереди назад, начиная с 3-й пары. Первая по времени возникновения (3-я, считая с головного конца тела) пара сомитов появляется, как сказано, на 20-й день развития зародыша. В среднем в сутки прибавляется по 2—3 сомита. К 30-му дню внутриутробного развития (у зародыша 6,5 мм длиной) насчитывается 30 пар сомитов, а у 5-недельного зародыша их становится 43—44 пары. Вторая, а затем и первая пара сомитов образуются с запозданием, и в дальнейшем их матернал идет только на образование мускулатуры (главным образом наружных глазных мышц). Эти две пары мезодермальных сегментов являются, по П. П. Иванову, ларвальными, т. е. соответствуют сегментам личинки древней предковой формы хордовых животных. Спланхнотомы расслаиваются на два листка, приобретающие эпителиоподобную структуру: висцеральный листок, прилегающий к энтодерме, и париетальный листок, прилегающий к кожной эктодерме. В наиболее периферических участках тела эти листки сплан-

хнотомов туловища непосредственно продолжают в соответствующие листки ранее образовавшейся внезародышевой мезодермы (парнетальный листок — в мезодерму амниона, висцеральный — в мезодерму желточного мешка). Небольшие участки матернала спланхнотомов, прилегающие к сомитам, обособляются и сегментируются (параллельно с сегментацией сомитов), образуя нефротомы (или сегментные ножки), являющиеся зачатками канальцев первичной почки. Материал нефротомов, относящийся к наиболее каудальным сегментам тела, не сегментируется, представляя с каждой из сторон тела сплошную клеточную массу — метанефрогенный зачаток, дающий впоследствии начало вторичным, или окончательным, почкам. Висцеральный и парнетальный листки спланхнотомов дают начало целомническому эпителию (мезотелию), а полость между этими листками образует вторичную полость тела (целом), представленную в сформированном организме брюшной, плевральной и перикардальной полостями. Кроме того, из листков спланхнотомов (особенно висцерального) выселяются в промежутки между зародышевыми листками клетки, дающие начало мезенхиме.

Сомиты по мере их образования в последовательности спереди назад дифференцируются каждый на три участка: дорсо-латеральный — дерматом (мезенхимный зачаток соединительной ткани собственно кожи), медиовентральный — склеротом (образующий скелетогенную мезенхиму, дающую начало хрящевым и костным тканям осевого скелета) и расположенный между ними миотом (зачаток скелетной поперечнополосатой мускулатуры).

РОСТ, ФОРМИРОВАНИЕ ТЕЛА И ОСНОВНЫЕ ПРОЦЕССЫ ОРГАНОГЕНЕЗА И ГИСТОГЕНЕЗА. ПЕРИОДИЗАЦИЯ ПРОСОМИТНЫХ И СОМИТНЫХ СТАДИЙ РАЗВИТИЯ

Стритер (Streeter, 1942—1951) на основании изучения большого количества зародышей из коллекции эмбриологической лаборатории института Карнеги, предложил следующую классификацию стадий («возрастных групп») зародышей человека в течение первых пяти недель внутриутробного развития (возраст для первых девяти стадий указан по данным Гертга, Рокка и Мазанца):

- I. Одноклеточное яйцо (в пределах одних суток с момента овуляции).
- II. Дробящееся яйцо (1—4 суток).
- III. Свободная бластоциста (5—6 суток).
- IV. Имплантирующаяся бластоциста (7—8 суток).
- V. Бластоциста имплантирована, но ворсинок еще нет (9—11 суток).
- VI. Первичные ворсинки, отчетливо различимый желточный мешок (12—14 суток).
- VII. Ветвящиеся ворсинки, ось зародышевого диска определена (т. е. имеется первичная полоска. — А. К.) (15—16 суток).
- VIII. Гензеновский узелок, первичная ямка (17—18 суток).
- IX. Нервные валики, удлинённый хордальный вырост (19—20 суток).
- X. Имеются ранние сомиты (1—12 пар).
- XI. От 13 до 20 пар сомитов.
- XII. От 21 до 29 пар сомитов.
- XIII. Зародыши около 4 или 5 мм длины.
- XIV. Период выпячивания хрусталикового пузырька.
- XV. (Характеристику см. стр. 157).
- XVI. (Характеристику см. стр. 157).

Более подробно Стритер характеризует XI—XVI стадии следующим образом (количество сомитов для XIII—XV групп указано по Паттену, так как Стритер не ввел этот признак в характеристику тех зародышей, у которых сомиты не могут быть сосчитаны при тотальном изучении):

XI. Передний нейротор в процессе закрытия; слуховая ямка неглубокая или еще широко открыта; имеются две жаберные дуги (мандибулярная и гиондальная); зародыш обычно между 2,5 и 3,0 мм длины; размеры хорнона более вариабельны, но в большинстве случаев его средний диаметр между 15 и 18 мм; сомитов 13—20 пар; овуляционный возраст 24 ± 1 день.

XII. Имеется 3 жаберные дуги, медно-дорсальная линия выгибается в виде плавной выпуклой кривой; задний нейропор закрыт или закрывается; слуховые пузырьки большей частью замкнуты, но не отделились; почка руки уже появляется; наибольшая длина зародыша в среднем 3,5 мм, наибольший диаметр хорiona 20—25 мм, среднее от наибольшего и наименьшего диаметров большинства хорionов 15—20 мм. Сомитов 20—30 пар. Овуляционный возраст 26 ± 1 день.

XIII. Пора слухового впитывания закрылась; хрусталиковый пузырек еще не впитался; имеется кощевой гребень у почек рук и различное начало развития почек ног; камеры сердца разделены; зародыш (фиксированный) в большинстве случаев имеет около 4 или 5 мм длины; сомитов (по Паттену) 30—31 пара; наибольший диаметр хорiona обычно между 20 и 30 мм, овуляционный возраст 28 ± 1 день.

XIV. Происходит инвагинация зачатка хрусталика; слуховой пузырек имеет хорошо выраженный изодимфатический отросток; почки рук удлинены, но еще нет кистевой пластинки; почки ног плавникообразны. Наибольшая длина зародыша после фиксации обычно между 6,0 и 7,0 мм, особенно длинные могут быть больше 7 мм, особенно короткие около 5 мм. Сомитов (по Паттену) 32—35 пар; наибольший диаметр хорiona у 70% особей 30—38 мм. Овуляционный возраст между 28—30 днями.

XV. Хрусталиковые пузырьки более не открыты, и поры их замыкания исчезли. Обонятельные плакиды¹ начинают просвечивать как овальные углубления, их гребневидные края образуют форму нависающей губы. Вентральный сегмент гноидной дуги обнаруживает первые признаки зачатка antitragus. Почки рук несколько подразделяются на дистальный кистевой сегмент и проксимальный сегмент, который будет образовывать плечо и предплечье. Почки ног начинают дифференцироваться на области. Длина зародышей большей частью 7 и 8 мм, сомитов (по Паттену) 36—39 пар, наибольший диаметр хорiona 30—40 мм, овуляционный возраст 31—32 дня.

Формирование полного количества пар сомитов (43—44 пары) завершается обычно в течение XVI стадии.

XVI. Ноздри с нависающими краями, дно обонятельной ямки в большинстве случаев не видно при рассматривании в профиль. Глаза приобретают темный ободок с появлением ретинального пигмента. Становятся заметны ушные раковины на поверхности гноидной дуги. Область кисти дифференцирована на пять и пальцевую пластинку. Почки ног имеют три центра пролиферации, представляющих области бедра, голени и стопы. Поверхностные выпуклости, обусловленные сомитами и спинальными ганглиями, сглажены в цервикальной области вышележащей эмбриональной ретикулярной тканью, но выражены в остальной части туловища (кзади от рук). Две трети зародышей этой группы имеют 8—11 мм наибольшей длины, чаще всего 9—10 мм. Овуляционный возраст 33 ± 1 день.

Как видно из предыдущего изложения, параллельно с сегментацией зародыша происходят начальные процессы органогенеза и гистогенеза, которые продолжают и по окончании периода сегментации.

К концу периода сегментации (33-34 дня внутриутробного развития) зародыш сильно вырастает в длину (до 1 см) и скручивается в вентральном направлении. Еще раньше (стадии XII—XV) на заднем конце его образуется за счет материала нескольких последних пар сегментов тела хорошо заметный хвост. К этому времени успевает закончиться замыкание нервной трубки, вследствие чего нервно-кишечный канал, ранее соединивший полость амниотического пузырька с полостью желточного пузырька, теперь оказывается соединением полости нервной трубки с полостью задней кишки. Вскоре он зарастает.

На головном конце нервная трубка образует расширения, отделенные друг от друга перехватами, так называемые мозговые пузырьки. Вначале, на протяжении XI стадии (4-я неделя развития), их три — передний, средний и задний; затем передний и задний подразделяются каждый на два, и возникает пять мозговых пузырей (6 недель внутриутробного развития — эмбрионы 11—13 мм). Первый из них дает начало большому (так называемому конечному) мозгу с его полушариями, второй — промежуточному мозгу, третий — среднему мозгу, четвертый —

¹ См. примечание на стр. 158. Обонятельные «плакиды», по новейшим данным, являются не плакладами, а передним участком нервной пластинки, рано от нее обособляющимися и входящим в состав слизистой оболочки носовой полости в качестве обонятельной ее области.

мозжечку и варолиеву мосту, пятый — продолговатому мозгу. Второй мозговой пузырь дает начало двум боковым выростам — правому и левому глазным пузырям, которые появляются уже на XI стадии, т. е. до отделения второго мозгового пузыря от первого. Прогибаясь на своих расширенных латеральных концах, глазные пузыри превращаются в глазные бокалы. Прилегающие к каждому из глазных бокалов участки эктодермы, утолщаясь, образуют хрусталиковые плакиды¹. Впячиваясь и отшнуровываясь от кожной эктодермы (XIV стадия), эти плакиды на своих концах образуют хрусталики, а срастающаяся над ними кожная эктодерма, становясь более прозрачной, образует эпителий роговицы глаза. Из внутреннего листка бокала позднее в результате сложной дифференцировки образуется сетчатка с ее светочувствительными клетками. Наружный листок глазного бокала становится пигментным эпителием сетчатки. Разрастание мозговых пузырей (вначале главным образом среднего и заднего, позднее переднего) приводит к увеличению объема головы, которая на определенном этапе развития (к началу третьего месяца) становится не меньше всего остального тела, и к появлению характерных изгибов — темного (в области среднего мозга) и затылочного (в месте перехода головного мозга в спинной), которые позднее, при дальнейшем формировании всего тела и особенно головы, исчезают. По бокам головы у 3-недельных зародышей в области зачатка промежуточного мозга в эктодерме возникают парные впячивания (по одному с каждой стороны) — слуховые (точнее, лабиринтные) плакиды. Отшнуровываясь от эктодермы (XII стадия), эта пара впячиваний дает начало слуховым пузырькам — зачаткам перепончатого лабиринта внутреннего уха. По бокам задней части головы и шеи зародыша, также в виде парных впячиваний эктодермы, возникают последовательно одна за другой четыре пары жаберных щелей (начиная с первой). Навстречу им образуются в соответственном количестве парные выпячивания передней кишки — жаберные карманы. Первая пара жаберных щелей дает начало наружному уху, их наружные отверстия становятся наружными слуховыми отверстиями, позже вокруг них, в виде кожных складок с врастающими в них мышцами, начинают формироваться слуховые раковины. Остальные жаберные щели закрываются складкой, нарастающей на них от переднего края первой пары жаберных щелей. Первая пара жаберных карманов образует зачатки среднего уха. За счет эпителия остальных пар жаберных карманов формируются тимус и эндокринные органы — околотитовидные железы. Прорыва жаберных щелей в жаберные карманы у зародыша человека, в отличие от зародышей низших позвоночных и птиц, не происходит.

Уже у трехнедельного зародыша на вентральной стороне головы эктодерма утолщается и образует неглубокое впячивание — ротовую бухту (ротовую пластинку). К концу четвертой недели развития это эктодермальное ротовое впячивание, соприкасающееся со слепо замкнутым концом передней кишки, прорывается в нее, и таким образом кишка впервые получает сообщение с внешней средой через образовавшееся ротовое отверстие. Еще до прорыва над ротовой ямкой нависают пять выступов, образуемых передним концом головы и являющихся зачатками лицевых частей: сверху — непарный лобный выступ, а с боков — парные верхнечелюстные и нижнечелюстные выступы. На пятой

¹ Плакодами называются возникающие обособленно от основной массы нейрального зачатка (нервной трубки, ганглиозной пластинки) участки нейрэктодермы, дающие начало, как и остальной нейральной зачаток, нейронам и элементам нейроглии. Некоторые исследователи относят тканевые элементы хрусталика к глиоэпендимному тканевому типу (Я. А. Винников).

и шестой неделе вследствие усложнения формы лобного выступа в нем возникают обонятельные ямки, имеющие вначале скорее вид краевых вырезок лобного выступа. Образуются и глазные впадины, вначале связанные с обонятельными ямками носоглазничной бороздкой. За счет нее впоследствии формируется слезный канал, обеспечивающий отток слезной жидкости в носоглотку через носовую полость. Медиальные выросты лобного выступа срастаются с верхнечелюстными выступами, что приводит к отделению обонятельных ямок от верхнего края ротового отверстия и к формированию верхней части лица. Правый и левый нижнечелюстные выступы срастаются друг с другом, образуя нижнюю челюсть.

Кишечник зародыша, сильно вырастая в длину, начиная со второго месяца не умещается более в брюшной полости в выпрямленном виде и начинает петлеобразно изгибаться. В виде выростов его энтодермальной стенки возникают печень и поджелудочная железа. Печень, возникнув у человека уже на 4-й неделе внутриутробного развития, разрастается очень быстро, так как играет важную роль в кроветворении, замещающая в этом отношении рано редуцирующийся желточный мешок. Поэтому вместе с рано начинающим функционировать сердцем она сильно выпячивает переднюю часть вентральной стенки зародыша (сердечно-печеночный выступ). Позднее сердечно-печеночный выступ смещается из области головы в каудальном направлении в область груди и живота, причем сердечный его отдел сглаживается в силу отставания роста сердца от роста печени и всего тела. На заднем конце кишки таким же способом, как ротовое, но несколько позже его, прорывается заднепроходное отверстие.

Зачаток дыхательной системы появляется к концу 4-й недели внутриутробного развития в виде непарного выпячивания вентрокаудальной части глоточного отдела кишечной трубки. Затем зачаток трахеи растет в вентральном и каудальном направлениях параллельно пищеводу. Уже у 4-недельного зародыша на каудальном, слепо замкнутом конце этого зачатка намечается бифуркация — возникают две бронхиальные почки, которые затем, начиная с 5-й недели, дают начало все более разветвляющимся системам бронхов правого и левого легкого. В окружающей этот эпителиальный зачаток бронхиального дерева мезенхиме формируются и разветвляются легочные кровеносные сосуды, капилляры на значительно более поздних стадиях развития (6-й месяц) вступают в тесный контакт с концевыми разветвлениями бронхов — формирующимися зачатками легочных ацинусов.

В результате охарактеризованных изменений зародыш на протяжении второго месяца внутриутробного развития принимает все в большей мере человеческий облик. На пятой неделе развития возникает зачаток рук, а затем и ног, причем те и другие имеют вначале вид коротких лопатообразных выростов (рис. 82) — кожных складок, в которые врастают зачатки мышц и нервы. На шестой неделе намечается подразделение конечностей на их основные разделы, а на седьмой неделе на их концах намечаются зачатки пальцев в виде коротких выступов (на руках несколько раньше, чем на ногах). На восьмой неделе конечности настолько сформированы, что выражены характерные различия в строении кисти и стопы. В течение третьего месяца развития постепенно исчезает (втягивается) наружный хвост, и от него в норме остаются только рудименты в виде хвостцовых позвонков. Начиная с четвертого месяца, голова начинает отставать в своем росте от туловища, и пропорции размеров постепенно изменяются в пользу последнего. Однако, как известно, и у новорожденного младенца голова все еще относительно

Но гораздо крупнее, чем у взрослого человека, так что окончательное соотношение размеров возникает только в первые годы внеутробной жизни. На шестом месяце развития плод покрывается тонким волосатым покровом — лануго, который позднее, к 8—9-му месяцам, полностью исчезает на всех участках тела, кроме головы, где он постепенно



Рис. 82. Зародыш человека около 10 мм длины с плодными оболочками. Часть хориона (стенки плодного пузыря) удалена (по Гамильтону, Бойду и Моссмэну, 1952). 1 — пупочный канатик; 2 — желточный мешок; 3 — хорион; 4 — амнион; 5 — кровеносные сосуды.

заменяется новой генерацией волос. Последние месяцы внутриутробного развития характеризуются не столько формообразовательными процессами, сколько усиленным ростом зародыша, а также гистологической дифференцировкой.

Размеры зародыша и плода в ходе развития изменяются следующим образом:

Эмбриональный период

Возраст (считая с момента овуляции)	Размеры в мм	Примечание
0—1 сутки (зигота)	0,1—0,15	Диаметр
4½ суток (бластоциста)	0,153×0,115	Длинный и короткий диаметры
7½ суток (имплантация)	0,450×0,300×0,125	Три измерения вместе с трофобластом
14 суток	3,240×2,040 0,230×0,200	Вместе с хорионом Зародышевый щиток
21 сутки	7,600×6,700×4,700 2,000×0,750	Вместе с хорионом Зародышевый щиток
4 недели	4	Теменно-копчиковая длина
5 недель	6	• • •
6 •	12	• • •
7 •	18	• • •
8 •	30	• • •

Плодный период

Возраст в лунных месяцах	Теменно-копчиковая длина в мм (высота сна)	Теменно-пяточная длина в мм (высота стоя)	Вес в г
3	56	70	45
4	110	155	200
5	160	230	450
6	200	300	800
7	240	355	1300
8	275	405	2000
9	310	460	3000
10	340	500	3500

(девочки в среднем меньше)

Одновременно с органогенезом, или процессами анатомического формирования, протекает и гистогенез, или дифференцировка клеточного и тканевого материала зародыша.

Дифференцировка клеточного материала эмбриональных зачатков и их тканевых производных проходит два основных этапа. Первоначально клетки различных эмбриональных зачатков отличаются друг от друга главным образом неспецифическими морфологическими признаками (различия в величине и форме клеток и их ядер, взаиморасположении клеток, количестве желточных включений у животных с богатым желтком яйцами и т. п.). Соответственно этому клетки различных зачатков мало разнятся друг от друга в функциональном отношении, выполняя только общие, неспецифические функции обмена (дыхание, питание, выделение) и морфогенеза (митотическое размножение, рост, взаимные перемещения в одиночку и группами и т. п.). Разумеется, наряду с этим может иметь место биохимическая дифференцировка, детерминирующая (определяющая) дальнейшие пути развития разных зачатков и их превращение в различные ткани, однако она еще не имеет адекватного морфологического выражения: клетки и их комплексы лишены специфических структур, характерных для элементов определенных тканей (миофибриллы, нейрофибриллы, кутикулярные и щеточные каемки, межклеточные вещества с волокнами и т. п.). В силу этого данный период дифференцировки может быть условно назван периодом доспецифической дифференцировки. В течение этого периода клеточные элементы представляют собой еще не тканевые клетки, а лишь клетки эмбриональных зачатков.

Второй период дифференцировки — специфическая, или тканевая, дифференцировка — знаменуется появлением функциональной и, соответственно, морфологически выраженной специализации клеток и их производных в разных направлениях. Клетки приобретают специфические для каждой ткани структуры: специальные органоиды (реснички, кутикулярные и щеточные каемки у клеток различных эпителиев, тонофибриллы в клетках некоторых эпителиев и некоторых клеточных форм нейроглии, миофибриллы в мышечных элементах, нейрофибриллы в нервных клетках и их отростках), межклеточные вещества (основное вещество соединительных и скелетных тканей с его разнообразными волокнами, плазма крови и лимфы и т. д.), а также специфические включения (тигроды нервных клеток, различные пигменты, секреторные гранулы эпителиальных и железистых элементов и т. д.).

Каждый эмбриональный зачаток в норме дает начало определенной совокупности тканевых производных или, иначе говоря, обладает определенным перспективным значением. Однако при изменении усло-

вий развития, например, в условиях эксперимента на зародышах животных или при некоторых патологических условиях у зародышей как животных, так и человека, направление дифференцировки клеток того или иного зачатка может существенно измениться. Это приводит к возникновению за счет клеток данного зачатка необычных тканевых производных, в норме развивающихся за счет других зачатков. Следовательно, проспективная потенция того или иного зачатка (совокупность тканевых производных, возникающих при разных условиях) шире проспективного значения (совокупности производных, возникающих в норме, при неотклоненном ходе развития).

У высокоорганизованных животных, в частности позвоночных, а также у человека развившиеся из определенных зачатков ткани приобретают необратимую детерминацию или строгую тканевую специфичность; возможности метоплазии (взаимных превращений тканей) ограничиваются пределами каждого данного тканевого типа (Н. Г. Хлопин, 1946).

Проспективное значение зародышевых листков и эмбриональных зачатков у человека иллюстрируется нижеследующей схемой:

Тканевые производные зародышевых листков и эмбриональных зачатков при нормальном развитии зародыша человека

Зародышевые листки	Эмбриональные зачатки	Тканевые производные
Наружный зародышевый листок, или эктодерма	Нейральный зачаток, или нейроэктодерма: нервная трубка	Нейроны и нейроглия мозга и сетчатки глаза
	ганглиозная пластинка („нервный гребень“)	Нейроны и нейроглия ганглиев, нейроглия нервов и нервных окончаний; хромаффинная ткань; хроматофоры (у низших позвоночных); некоторые хрящи (например, гортани)
	плакоды	Нейроны и нейроглия некоторых ганглиев головы и органа равновесия и слуха
	Кожная эктодерма	Эпидермис и его дериваты (кожные железы, волосы, ногти); эпителии слизистой оболочки преддверия ротовой полости и анального отдела прямой кишки с их железистыми производными; зубная эмаль
Внутренний зародышевый листок, или энтодерма	Внезародышевая эктодерма	Эпителии амниона и пупочного канатика (у зародышей рептилий и птиц также эпителий „серозной“ оболочки)
	Кишечная энтодерма	Эпителии кишечного типа (желудка, кишки) и их железистые производные (железы желудка и кишки, железистая паренхима печени и поджелудочной железы)
	Желточная энтодерма	Эпителий желточного мешка

Зародышевые листки	Эмбриональные зачатки	Тканевые производные
Средний зародышевый листок, или мезодерма	Сомит: дерматом (разрыхляясь, образует мезехиму); склеротом (разрыхляясь, образует склетогенную мезехиму); миотом	Соединительнотканная основа кожи Скелетные ткани (хрящевая, костная)
	Нефротом	Поперечнополосатая мышечная ткань скелетного типа
	Мюллеровы каналы	Эпителии почек и семявыносящих путей
	Спланхнотом	Эпителии яйцевода, матки и первичная эпителиальная выстилка влагалища
	Мезенхима (выселяющаяся из спланхнотомы) Внезародышевая мезодерма	Мезотелий (целомический эпителий), корковое вещество надпочечника, мышечная ткань сердца Клетки крови, соединительная ткань, сосуды, гладкая мышечная ткань внутренних органов и сосудов Соединительнотканная основа хориона, амниона и желточного мешка. Экзоцеломический эпителий

В эту схему не включены следующие зачатки и их тканевые производные, занимающие особое положение по отношению к зародышевым листкам:

1. Трофобласт, сравнительно анатомически и филогенетически соответствующий внезародышевой эктодерме «серозной» оболочки зародышей рептилий и птиц, но обособляющийся в онтогенезе млекопитающих и человека чрезвычайно рано — уже с первых делений дробления, т. е. до того, как сформируются основные зародышевые листки — эктодерма и мезодерма.

2. Хордальный зачаток, дающий начало ткани спинной струны, или хорды. Отношение этого зачатка к зародышевым листкам весьма неясно. В сформированном осевом комплексе зачатков хорда занимает аксиальное положение в составе среднего зародышевого листка, однако на определенных стадиях развития тесно связана и с энтодермой. Филогенетически же некоторые сближают ткань хорды с эпидермальным тканевым типом и, следовательно, хордальный зачаток — с эктодермой (Н. Г. Хлопин, 1946), другие (что лучше обосновано) — с энтодермой.

3. Прехордальная пластинка — зачаток, инвагинирующий в ходе гастрюляции у низших позвоночных и рептилий впереди от хордальной пластинки. У птиц, млекопитающих и человека его первоначальное возникновение не прослежено. Прехордальная пластинка в своей медиальной части дает начало эпителиальной выстилке передней кишки и возникающих в качестве выростов последних дыхательных путей. Латеральные ее части образуют материал первых двух (ларвальных) пар сомитов, в дальнейшем расходующийся на формирование наружных глазных мышц. Формально-эмбриологически прехордальная пластинка входит в состав внутреннего зародышевого листка — энтодермы, но ее тканевые производные имеют не энтеродермальную детерминацию,

а представлены эпителиями эпидермального (кожного) типа и поперечнополосатой мышечной тканью скелетного типа.

4. Зачаток эпителиальной выстилки аллантоиса и его дериватов (мочевое пузыря) формально-эмбриологически является частью энтодермы, возникая как вырост задней кишки. Однако его тканевые производные приобретают эпидермальную детерминацию.

5. Половой зачаток (гонобласт) обособляется (детерминируется) до дифференцировки клеточного материала зародыша на зародышесые листки и потому не может быть отнесен к производным какого-либо из зародышесых листков, хотя топографически клетки гонобласта (гоноциты) могут локализоваться среди элементов одного из них (энтодермы или мезодермы — см. гл. I).

Как видно из вышеприведенной схемы, в целом дифференцировка клеточного материала зародыша протекает дивергентно. Вначале однородный клеточный материал эмбриобласта дифференцируется на зародышесые листки, затем в составе каждого из них обособляются разнородно детерминированные эмбриональные зачатки, а в дальнейшем каждый из этих последних, приступая к специфической дифференцировке, дает начало большему или меньшему количеству тканевых производных.

Дифференцировка протекает асинхронно. Помимо общей краниокаудальной последовательности процессов дифференцировки (например, сомитов), разные эмбриональные зачатки вступают в период специфической тканевой дифференцировки в разное время. Например, кожный эпителий дифференцируется из эктодермы значительно раньше, чем энтодерма дает начало кишечному эпителию. Особенно резко выступает гетерохрония процессов дифференцировки при сопоставлении развития провизорных и дефинитивных органов. Ткани провизорных органов зародыша (например, трофобласт, соединительная основа хордона, хорда, эпителий желточного мешка и т. д.) дифференцируются значительно раньше дефинитивных и при этом проходят ускоренный и сокращенный путь развития по сравнению с последними (желточный эпителий сравнительно с кишечным и т. д.).

Гистологическая детерминация эмбриональных зачатков осуществляется на ранних стадиях развития зародыша, дифференцировка же реализуется в течение значительно более длительных отрезков времени и завершается в основном ко времени наступления специфического функционирования. В случаях рождения недоношенного плода может иметь место та или иная степень его незрелости, в смысле незавершенности процессов дифференцировки некоторых или многих тканей и органов и неспособности их обеспечить полноценное функционирование при обычных условиях постнатального развития. Гистологические проявления «незрелости» недостаточно изучены.

СВЯЗЬ ЗАРОДЫША С МАТЕРИНСКИМ ОРГАНИЗМОМ. РАЗВИТИЕ ПЛАЦЕНТЫ

Плацента человека относится к наиболее совершенному типу плацент — гемохориальным плацентам, т. е. таким, в которых хордон разрушает не только эпителий и соединительную ткань слизистой оболочки матки, но и ее сосуды, включая их эндотелий, и поэтому трофобласт омывается непосредственно материнской кровью. При этом в отличие от лабиринтных гемохориальных плацент, наблюдаемых у насекомых и грызунов, где трофобласт образует лабиринтообразную систему каналов и частично в виде полых трубок вращается в материнские со-

ды, вытесняя (замещая) их эндотелий, у обезьян и человека плацента является гемохориальной ворсинковой. Хорион (т. е. трофобласт вместе с соединительнотканной основой и разветвляющимися в ней аллантаидными кровеносными сосудами) образует сложно ветвящиеся ворсинки, которые и разрастаются в тканях слизистой оболочки матки и непосредственно омываются материнской кровью. Однако важно подчеркнуть, что даже и в этих случаях наиболее тесного контакта плода с материнской кровью все же не происходит смешения крови зародыша с кровью матери, так как питательные вещества и кислород материнской крови, прежде чем попадут в кровь зародыша, должны диффундировать через слой трофобласта, покрывающий вторичные ворсинки хориона, далее через соединительную ткань ворсинок и, наконец, через эндотелий сосудов, проходящих в ворсинках (плацентарный барьер). Углекислый газ и азотистые продукты обмена веществ зародыша диффундируют в противоположном направлении. Таким образом, плацента функционирует как орган питания, дыхания и выделения зародыша, а кроме того, осуществляет сложные эндокринные влияния на зародыш и на материнский организм и, наконец, защитную функцию по отношению к зародышу.

Как уже сказано, в образовании плаценты участвуют и хорион зародыша, и специально видоизмененный участок слизистой оболочки матки, содержащий заполненные кровью лакуны. Соответственно этому в плаценте различают зародышевую часть (*pars foetalis*) и материнскую часть (*pars uterina*). Поэтому рассмотрение развития плаценты естественным образом складывается из: 1) описания развития хориона, 2) характеристики изменений слизистой оболочки матки в ходе беременности и 3) анализа изменяющихся взаимоотношений между хорионом и слизистой оболочкой матки.

Развитие хориона, в сущности, уже рассмотрено выше. Первой предпосылкой его возникновения является мощное разрастание трофобласта в ходе имплантации (см. стр. 140—142), дифференцировка последнего на цитотрофобласт и плазмодиотрофобласт и образование первичных ворсинок, состоящих только из трофобласта. Второй предпосылкой следует считать возникновение внезародышевой мезодермы, образующей затем под трофобластом соединительнотканную основу стенки плодного пузыря. Третья предпосылка — разрастание в этой соединительнотканной основе сосудов аллантаидального круга кровообращения. Важнейшим моментом в формировании хориона является вращение сосудов с сопровождающей их соединительной тканью в выросты трофобласта и возникновение, таким образом, вторичных, или истинных, ворсинок. Последние в области формирования плаценты все более сложно разветвляются, вступая в сложные и закономерные взаимоотношения со слизистой оболочкой матки, и имеют неодинаковое гистологическое строение в разные периоды беременности.

В слизистой оболочке матки (точнее, в ее отпадающем при родах слое — отпадающей оболочке, или *decidua*) различают три отдела (рис. 83 и 84), имеющих неодинаковое отношение к развивающемуся зародышу и в соответствии с этим изменяющихся в разных направлениях. Та часть слизистой оболочки, которая расположена между пузырем и мышечным слоем матки, называется основной частью (*decidua basalis*; устарелое наименование — *d. serotina*); часть, находящаяся между плодным пузырем и полостью матки, называется *decidua capsularis* (или *d. reflexa*); вся остальная часть отпадающего слоя слизистой оболочки, не имеющая контакта с плодным пузырем, обозначается как *decidua parietalis* (или *d. vera*).

Ворсинки хориона не врастают в *d. parietalis*, поэтому данная часть эндометрия не участвует непосредственно в питании зародыша и, соответственно, претерпевает наименьшие изменения в результате наступления беременности. В области *d. capsularis* хорион первоначально столь же богато снабжен ворсинками (см. рис. 82), как и в области *d. basalis*. Однако в связи с быстрым ростом плодного пузыря *d. capsularis* сильно растягивается и кровоснабжение ее ухудшается. В связи

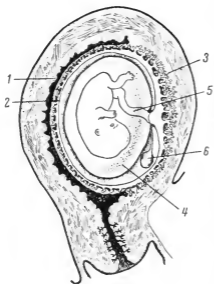


Рис. 83. Схема взаимоотношений плода и материнского организма (около двух месяцев внутриутробного развития) (из Паттена).

1 — decidua parietalis; 2 — decidua capsularis; 3 — decidua basalis; 4 — амнион; 5 — пупочный канатик; 6 — желточный мешок.

с этим развитие ворсинок в соответственной части хориона все более угнетается, и к третьему месяцу они здесь полностью исчезают. Именно с этим и связано разделение хориона на ворсинчатый (*chorion frondosum*) и гладкий (*chorion laeve*) (см. стр. 152). Только *ch. frondosum* — богатый ворсинками дисковидный участок хориона, связанный с *decidua basalis*, — принимает участие в образовании плаценты. Таким образом, по своей анатомической форме плацента человека относится к дискоидальным.

В ходе беременности, особенно в первой ее половине, происходит быстрый рост плаценты. У 3-недельного зародыша плацента занимает около $\frac{1}{15}$ внутренней поверхности матки, у 8-недельного — почти треть ее, у 5-недельного — половину (Паттен, 1959). К концу беременности плацента становится более чем в 3—4 раза толще по сравнению с тем, какой она была в середине беременности.

В начале беременности *decidua parietalis* утолщается (до 1 см), железистые ампулы в ней сильно разрастаются, вытесняя соединительную ткань. Позже (со 2-го месяца беременности)

в ней появляются крупные, содержащие гликоген децидуальные клетки (соединительнотканной природы), являющиеся одним из важных показателей при диагностике беременности. Начиная с 6-го месяца беременности, *d. parietalis* сильно сдавливается растущим плодом, истончается (до 1—2 мм) и подвергается обратному развитию. Эпителий на ее поверхности и в железистых ампулах, кроме их самых глубоких частей, исчезает, слепые карманообразные концы ампул, сдавливаясь, принимают вид щелей, параллельных поверхности слизистой оболочки (в плоскости этих щелей и происходит при родах отторжение *decidua* как одной из составных частей последа).

В *decidua capsularis* с конца 2-го месяца беременности начинаются атрофические изменения; в дальнейшем она прижимается к *decidua parietalis* растущим плодным пузырем и постепенно с ней срастается.

В *decidua basalis* в начале беременности происходит расширение железистых ампул, в ее соединительной ткани начиная со 2-го месяца появляются децидуальные клетки (см. выше), а с 5-го месяца — также гигантские многоядерные клетки трофобластического происхождения, специфические для плаценты и остающиеся в ней до конца беременно-

сти. Наружные, т. е. ближайшие к полости матки и плоду, слои *d. basalis* подвергаются разрушению ворсинками хориона, и на их месте образуются лакуны (полости), заполненные материнской кровью (рис. 85). Глубокие части *d. basalis* остаются целыми, образуя так называемую базальную пластинку, от которой к хориону отходят соединительно-тканые септы (перегородки), делящие заполненные кровью пространства между хорионом и базальной пластинкой на отдельные камеры. Именно базальная пластинка, септы и лакуны образуют материнскую, или маточную, часть плаценты (*placenta uterina*). Не разрушенной ворсинками хориона остается только краевая зона в *decidua basalis*, окружающая плодный пузырь примерно по экватору, точнее — по границе между гладким и ворсинчатым отделами хориона. Эта краевая зона прирастает к хориону, образуя замыкающую пластинку плаценты, препятствующую истечению крови из лакунарных пространств плаценты в полость матки. Кровь в лакунарных пространствах непрерывно, но медленно сменяется: она поступает сюда из артерий, открывающихся на поверхности базальной пластинки и септ, и удаляется через открывающиеся здесь вены слизистой оболочки. Однако, как справедливо указывает

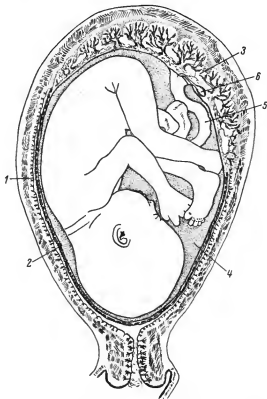


Рис. 84. Схема взаимоотношений плода и материнского организма (к концу внутриутробного развития).

1 — decidua parietalis; 2 — decidua capsularis; 3 — decidua basalis; 4 — амнион; 5 — пупочный канатик; 6 — желточный мешок.

Паттен (1959), в действительности отношения являются далеко не столь схематичными. На срезах бывает видна запутанная сеть ветвящихся ворсинок, переплетенных с сохранившимися участками эндометрия, имеющими неправильную форму. Кровь, которой омываются ворсинки, попадает в лакуны не из широко открытых артерий и изливается не в широко открытые вены, а постоянно просачивается в губчатую ткань плаценты из мириадных мелких сосудов, стенки которых в той или иной степени повреждены под воздействием растущего трофобласта. Медленность тока крови в плаценте способствует более полному обмену веществ между кровеносными системами плода и матери. К кровоизлиянию из полностью или частично вскрытых сосудов присоединяется просачивание плазмы из неповрежденных материнских сосудов в окружающую ткань.

Общая поверхность ворсинок в полностью сформированной плаценте человека равна, по данным разных авторов, от 7 до 14,7 м².

В ходе развития происходит не только усложнение ветвления ворсинок хориона (рис. 86), но и изменение их отношения к тканям слизистой оболочки матки, а также изменение гистологической структуры. Своими более крупными стволами ворсинки прикрепляются к базальной пластинке или к септам, а более мелкие разветвления их свободно плавают в крови. Ворсинки растут на плацентарной поверхности хори-

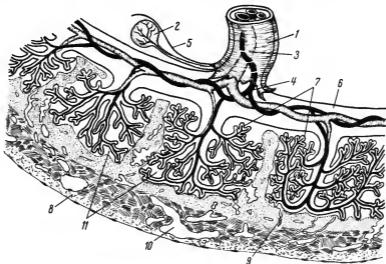


Рис. 85. Схема строения плаценты человека.

1 — пупочный канатик; 2 — желточный мешок; 3 — пупочная артерия; 4 — пупочная вена; 5 — амнион; 6 — хорион; 7 — ворсинки хориона; 8 — стенка матки; 9, 10 — материнские сосуды (9 — артерии, 10 — вены); 11 — кровеносные лакуны.

она не равномерно, а группами по 15—16 штук (так называемые котиледоны). Находящиеся между котиледонами материнские ткани менее глубоко эрозированы (плацентарные перегородки, или септы). Быстро растущие концы ворсинок, состоящие только из трофобласта («клеточные столбики»), приходя в контакт с тканями слизистой оболочки матки, разрастаются по их эрозированной поверхности. Образуются заполненные кровью полости, покрытые трофобластом как со стороны хориона, так и со стороны материнских тканей.

В дальнейшем трофобласт на концах некоторых ворсинок исчезает, и соединительная ткань дистальных концов этих ворсинок соединяется с соединительной тканью эндометрия (якорные ворсинки).

В общем, по мере развития ворсинок и затихания инвазионного процесса слой трофобласта претерпевает некоторую (относительную) редукцию, а соединительная ткань с сосудами развивается прогрессивно. В соединительной ткани хориона появляются характерные клетки Кашенко—Гофбауэра, представляющие собой видоизмененные блуждающие (гистиоцитоподобные) соединительнотканнные клетки. Фагоцитарная функция их не может считаться доказанной (А. П. Дыбан, 1959). По мнению большинства исследователей, эти клетки обнаруживаются в норме в течение первого месяца беременности, тогда как в патологически измененных плодных пузырях, в особенности

в гидропических ворсинках, — и в более поздние периоды беременности. Однако, как показал А. П. Дыбан (1959), прижизненное окрашивание нейтральным красным позволяет выявлять клетки Кащенко — Гофбауэра в более поздние периоды беременности также и в нормальном хорионе.

В течение беременности начиная с ранних ее стадий, но особенно во второй ее половине в тканях плаценты происходит накопление оксифильно окрашивающегося вещества — фибринона. Его происхождение трактуется по-разному. Часть авторов (Гроссер — Grosser, 1925; Шредер — Schreder, 1930, и др.) связывает его образование с некроботическими изменениями тканей плодного пузыря и частично материнской

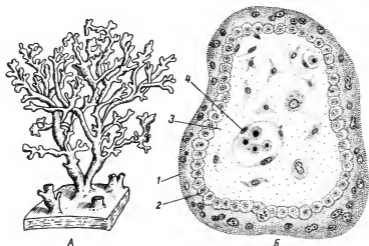


Рис. 86. Ворсинки хориона человеческого плода.

А — общий вид ворсинок с ее разветвлениями; Б — поперечный разрез одной из ветвей ворсинок. 1 — плазмодитрофобласт; 2 — цитотрофобласт; 3 — соединительная ткань; 4 — кровеносный сосуд.

части плаценты. Другие (Бузаини-Каспари — Busanni-Caspari, 1952; Зингер и Вислокский — Singer и Wislocky, 1948) отождествляют его с фибрином крови. Фибриноидное вещество откладывается на поверхности ворсинок, на хориальной и базальной пластинках. Местами образуются большие конгломераты, состоящие из нескольких ворсинок, спаянных друг с другом фибриноидными массами. Отложение фибринона приводит к выключению значительной части поверхности хориона из обмена веществ между материнской и зародышевой кровью. На таких окруженных фибриноидом ворсинках либо полностью исчезает трофобласт, либо распадается только его плазмодитальный слой. В последнем случае клетки цитотрофобласта увеличиваются в размерах, усиленно размножаются (преимущественно amitotически), врастают в фибриноид, местами его разжижая, и как бы образуют в плаценте своеобразную культуру тканей (З. П. Жемкова, 1957).

Строение трофобласта в разных участках плодного пузыря человека определяется его взаимоотношениями с соседними тканями. В плаценте, где трофобласт омывается жидкой средой — материнской кровью, на его свободной поверхности образуется плазмодий. На границе с децидуальной тканью, например в месте прикрепления ворсинок и в области гладкого хориона, трофобласт имеет клеточное строение. В частности, в составе гладкого хориона он имеет вид многослойного эпителиального пласта, зажатого между соединительнотканной частью хориона и децидуальной оболочкой матки (З. П. Жемкова, 1957), а не исчезает, как ошибочно полагают некоторые авторы.

Во второй половине беременности вследствие полного исчезновения decidua capsularis гладкий хорион на всем протяжении срастается с decidua parietalis. Соединительнотканная основа гладкого хориона и амниона непосредственно прилежат друг к другу. Та и другая во внеплацентарных частях не содержат сосудов зародыша.

РОДЫ

При наступлении родов плодные оболочки вдвигаются в шейку матки. В расширенное отверстие последней, обычно головой вперед, продвигается и младенец, причем плодные оболочки разрываются и плодная (амниотическая) жидкость изливается наружу («отхождение вод»). После выхода младенца происходит отторжение (отпадение) плаценты и decidua parietalis, причем разрываются сосуды слизистой оболочки матки, вскрываются кровеносные лакуны и возникает довольно сильное кровотечение. Последнее, однако, быстро прекращается, так как наиболее крупные сосуды в матке расположены в толще мышечной оболочки, а при родах происходит сильное сокращение маточной мускулатуры, вследствие чего просветы сосудов зажимаются. Выходящая последней, вместе с оболочками, уже после рождения младенца, плацента потому и получила название последа. После родов начинаются процессы регенерации слизистой оболочки матки, причем эпителий и его крипты восстанавливаются за счет сохранившихся самых глубоких участков железистых ампул.

Перерезка пуповины, производимая при родах, прекращает поступление кислорода в кровь младенца из крови матери. Наступающее удушье рефлекторно вызывает первый вдох, и младенец начинает дышать атмосферным воздухом. Внутриутробный период развития кончается, наступает внеутробный (постнатальный).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ. СОПОСТАВЛЕНИЕ РАЗВИТИЯ ЧЕЛОВЕКА С РАЗВИТИЕМ ДРУГИХ ПОЗВОНОЧНЫХ

В заключение необходимо сопоставить процессы развития человеческого зародыша с эмбриональным развитием представителей различных групп животного мира и, в частности, различных классов позвоночных. Как видно из предыдущего изложения, в развитии зародыша человека сложно сочетаются черты, унаследованные от более отдаленных и от ближайших животных предков человека с филогенетически наиболее новыми особенностями, характерными для человека как такового.

Такие черты эмбрионального развития человека, как возникновение зиготы в результате оплодотворения, т. е. слияния женской и мужской половых клеток, роднит человека не только со всеми животными, но и с большинством растительных организмов. Это, несомненно, одна из наиболее филогенетически древних сторон развития организмов вообще. Последовательность основных этапов эмбрионального развития (оплодотворение — дробление — гастрюляция — органогенез и гистогенез) является общими для всех многоклеточных животных. Формирование осевого комплекса зачатков, образование у зародыша человека спинной струны, или хорды, формирование закладки нервной системы в виде нервной трубки, отношение бластопора к осевым зачаткам, образование жаберных карманов и щелей и т. д. роднит человека со всем обширным типом хордовых животных и, несомненно, унаследованы от древнейших

общих предков хордовых. Сегментация и дифференцировка мезодермы, образование у зародыша человека первоначально хрящевого, а затем костного скелета отражает эволюционные изменения мезодермальных производных и, в частности, скелета в ряду позвоночных. Несмотря на то, что яйцеклетки человека, как и других плацентарных млекопитающих, содержат ничтожное количество желточных включений и потому зародыш совершает полное дробление, на ходе ранних стадий развития человека (как и других плацентарных) сказывается происхождение от предков, обладавших богатыми желтком яйцами (рептилий). А именно, черты меробластического типа развития заключаются в асинхронности дробления и в неправильной, т. е. не соответствующей геометрической прогрессии, последовательности увеличения числа бластомеров, в характерных (несмотря на отсутствие желтка) процессах обрастания (обрастание эмбриобласта трофобластом, обрастание полости желточного пузыря энтодермой) и, главное, в образовании тела зародыша из небольшой части плодного пузыря. Унаследованы зародышем человека от рептилий такие образования, как желточный мешок, сохраняющий и у человеческого зародыша свою кроветворную функцию, амнион, аллантоис и т. д. Есть в развитии человека и такие особенности, которые появились в эволюции высших позвоночных только начиная с первых живородящих млекопитающих (вторичная бедность яйцеклеток желтком, трофобласт и его раннее обособление, само живорождение с развитием зародыша в специальном органе материнского организма — матке). Общим со всеми плацентарными млекопитающими является для человека образование органа связи с материнским организмом — плаценты. Происхождение непосредственно от обезьян отражено в гемохориальном ворсинковом типе строения плаценты¹. Менструальные циклы в материнском организме, чрезвычайно раннее и мощное развитие трофобласта у зародыша, раннее обособление внезародышевой мезодермы выработались в процессе эволюции лишь у ближайших предков человека и современных человекообразных обезьян. Наконец, ряд признаков ранних стадий развития является специфическим именно для человека. В частности, у человека еще раньше, чем даже у человекообразных обезьян, развивается внезародышевая мезодерма. У человека в большей степени, чем у любого млекопитающего животного, выражено запаздывание замыкания переднего конца нервной трубки, что связано со значительной расширенностью этого переднего конца, поскольку у человека требуется особенно много исходного материала на образование закладки головного мозга. Мощное развитие центральной нервной системы, свойственное человеку, сказывается и на удлинении сроков всего эмбрионального развития, которое идет гораздо дольше, чем у животных с теми же размерами тела. Известная зависимость длительности внутриутробного развития от размеров тела, характерных для вида, у высших приматов и особенно у человека оказывается нарушенной. Известно, что, например, беременность у крысы длится 3 недели, у кролика — 4 недели, у кошки (рождающей более развитых детенышей, чем кролик) — почти 2 месяца, у льва — 4 месяца, у бизона — 9 месяцев, у слона — 18—22 месяца. Человекообразные обезьяны (орангутан, шимпанзе) и человек значительно уступают льву и по размерам и весу, однако беременность длится у них гораздо дольше, чем у льва, а именно: у шимпанзе и орангутана — $7\frac{1}{2}$ —8 месяцев, а у человека — столь-

¹ У некоторых насекомоядных и грызунов плацента тоже гемохориальная, но не ворсинковая, а лабиринтная. Увеличение поверхности соприкосновения трофобласта с кровью там достигается формированием не выростов, а впячиваний трофобласта, ветвящихся и образующих лабиринт каналов (см. гл. VII).

ко же, сколько у весящего целую тонну бизона. При этом не следует забывать, что младенец у человека рождается беспомощным и неспособным к самостоятельным передвижениям, а теленок бизона (как и детеныши других копытных) способен в первый же день после рождения бегать. Последнее говорит о том, что у копытных пирамидные пути спинного мозга, т. е. отростки пирамидных нервных клеток коры больших полушарий, соединяющие кору с двигательными клетками спинного мозга, уже миелинизированы (т. е. нервные волокна в них уже покрылись нервной мякотью — миелином), что и обеспечивает полноценное проведение по ним двигательных нервных импульсов. У человеческого же младенца миелинизация завершается лишь на протяжении первого года жизни после рождения, что свидетельствует о том, что для дифференцировки гораздо более сложной нервной системы человека требуется, соответственно, гораздо больше времени.

Такая сложность процессов эмбрионального (и постнатального) развития человека стоит в теснейшей связи с общей, возникающей в филогенезе сложностью его организации. Девять долгих и трудных месяцев вынашивает мать будущего человека в своем организме, обеспечивая ему все необходимые условия для развития, прежде чем младенец станет способным вести существование вне ее организма, и то лишь при условии нескольких месяцев кормления и длежащего годами заботливого ухода. А эти девять месяцев внутриутробного развития в свою очередь отражают в себе сотни миллионов лет эволюции органического мира, поскольку, естественно, такой сложный процесс, как формирование человеческого организма, мог возникнуть в природе лишь как результат длинного ряда последовательных, обуславливавших друг друга этапов филогенетической истории.

Как мы видели, зачатки органов возникают в результате анатомического обособления в составе зародышевых листов разнородных участков, которые приобретают различные темпы роста (главным образом в результате неодинаковых темпов клеточного размножения) и претерпевают гистологическую дифференцировку в разных направлениях, в соответствии с функциями будущих органов. Анатомическое формирование (органогенез) и тканевая дифференцировка (гистогенез) идут в общем параллельно, но в разных органах тот или иной из этих двух процессов может либо опережать другой, либо отставать от него. Например, желудок в составе кишечной трубки анатомически в виде местного утолщения ее стенки и расширения просвета обозначается раньше, чем наметятся гистологические его отличия от тонкой кишки. Анатомическое обособление зачатков органов и их дальнейшее формирование происходит путем возникновения впячиваний, выпячиваний, складок или утолщений зародышевых листов, неравномерного роста их и т. д. Гистологическая же (тканевая) дифференцировка заключается в том, что малодифференцированные, сравнительно однородные, лишенные специфических тканевых структур и специальных функций клетки эмбриональных зачатков специализируются в разных направлениях, приобретают специфические структуры (специальные органонды, межклеточные вещества, объединение в синцитии и симпласты и т. д.) и частные, специальные функции. Разумеется, старое представление В. Ру о дофункциональном и функциональном периодах развития совершенно несостоятельно: на любой стадии развития клетки зачатков и тканей обладают определенными функциями, ибо форма и функция едины и неразрывны, являясь двумя сторонами характеристики живой материи. Но клетки эмбриональных зачатков обладают общими, неспецифическими функциями обмена, клеточного размножения, иногда амебоидного движения и т. д., в то время как тканевые клетки, наряду с этим, обладают еще специфическими функциями, выполняемыми в интересах целого организма, в порядке разделения функций между специализированными структурами. Поэтому правильное говорить о периодах доспецифической и специфической дифференцировки в развитии тех или иных органов и тканей. Следует подчеркнуть, что специфическая (тканевая) дифференцировка в некоторых (а именно провизорных) органах наступает очень рано: таковы хордон, желточный мешок, амнион, аллантоис, хорда и т. д. у зародышей высших позвоночных и человека. Эти органы состоят из специализированных тканей уже в то время, когда остальные части зародыша представлены малодифференцированными эмбриональными зачатками.

Каждый орган развивается из определенных участков одного, двух или всех трех зародышевых листов, в его построении могут принимать участие от одного до четырех или даже пяти различных эмбриональных зачатков. Например, кишечная трубка развивается из кишечной энто-

дермы (образующей кишечный эпителий и его производные — железы), мезенхимы (дающей соединительнотканную и гладкомышечную основу стенки органа, сосуды и т. д.), целомической мезодермы (за счет которой возникает мезотелий серозной оболочки) и нервного зачатка (из которого в кишечную стенку врастают нервные волокна и вселяются нейробласты, образующие интрамуральные ганглии). В данном случае ведущим зачатком, образующим первую закладку кишечной трубки и определяющим развитие остальных ее компонентов, является кишечная энтодерма, почему кишку и относят к производным энтодермы. Точно так же и в других случаях имеется какой-либо ведущий компонент — зачаток, производным которого считается данный орган, и компоненты вторичные, присоединяющиеся к формированию этого органа позднее.

РАЗВИТИЕ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ И ОРГАНОВ ЧУВСТВ

Зачаток нервной системы (нейроэктодерма, нейральный, или нервный, зачаток) у позвоночных возникает в составе эктодермы. Погружаясь при нейруляции под остальную эктодерму, которая становится кожной эктодермой и образует кожный эпителий (эпидермис), нейральный зачаток полностью обособляется от нее и в дальнейшем долгое время находится в непосредственном контакте только с мезенхимой и ее тканевыми производными.

Нейральный зачаток представлен: 1) нервной трубкой, возникающей из нервной пластинки; 2) ганглиозной пластинкой, образующейся из материала нервных валиков, и 3) плакодами — местными утолщениями в составе кожной эктодермы, дающими, однако, не эпидермис, а нейральные производные — нейроны и нейроглию.

Нервная трубка дает начало мозгу. Более просто протекают процессы развития нервной трубки в области шеи и туловища, где она превращается в спинной мозг. Дорсальная и вентральная стенки нервной трубки отстают в росте, боковые же сильно разрастаются (рис. 87). Просвет ее превращается в центральный спинномозговой канал.

Клетки нервной трубки вначале однородны и расположены наподобие ложномногоклеточного эпителия. Ядра лежат на разных уровнях, образуя несколько рядов, сами же клетки достигают своими концами и наружной пограничной перепонки, отделяющей нервную трубку от окружающей ее мезенхимы, и внутренней пограничной перепонки, выстилающей просвет нервной трубки. Делящиеся клетки, округляясь, смещаются к просвету. На этой стадии, когда клеточный состав нервной трубки однороден, ее клетки называются медуллобластами (*medulla* — мозг, *blastos* — зачаток, образователь).

Затем наступает дифференцировка клеток нервной трубки в двух направлениях: одни клетки становятся спонгиобластами, образующими в дальнейшем нейроглию, другие — нейробластами, превращающимися в дальнейшем в нервные клетки — нейроны. Спонгиобласты частично сливаются друг с другом в губчатый синцитий (откуда и их название; *Spongia* — губки), в петлях которого лежат нейробласты. Ложномногоклеточная структура нервной трубки сменяется неправильно многослойной, так как теперь многие клетки не достигают либо наружной, либо внутренней пограничных перепон, либо ни той, ни другой. Клетки, прилегающие к просвету трубки, некоторое время сохраняют значение общего камбия, образуя в процессе своего размножения как нейробласты, так и спонгиобласты. Нейробласты, выселяясь

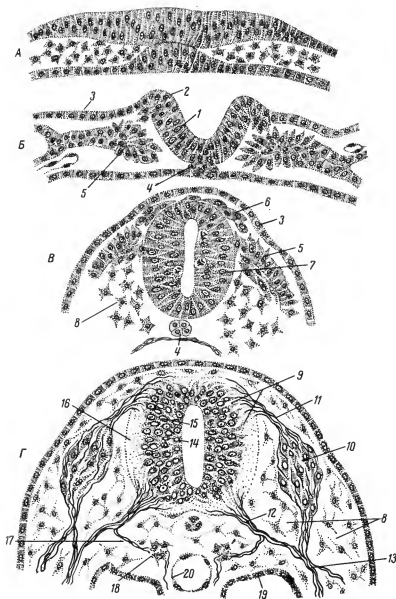


Рис. 87. Формирование и дифференцировка нервной трубки и ганглиозной пластинки (поперечные разрезы на последовательных стадиях).

А — нервный желобок и нервные валики; **Б** — замыкание желобка в трубку и срастание нервных валиков; **В** — нервная трубка, ганглиозная пластинка и начало выселения клеток из ганглиозной пластинки в вентральном направлении; **Г** — начало дифференцировки спинного мозга и формирование спинальных ганглиев. 1 — нервный желобок; 2 — нервные валики; 3 — кожная эктодерма; 4 — хорда; 5 — мезодерма (сомиты); 6 — ганглиозная пластинка; 7 — нервная трубка; 8 — мезенхима; 9 — зачаток спинного мозга; 10 — зачаток спинального ганглия; 11 — дорсальный и 12 — вентральный корешки спинномозговых нервов; 13 — смешанный нерв; 14 — эпидуральный слой; 15 — плащевой слой; 16 — краевая вуаль; 17 — белая соединительная ветвь; 18 — зачаток ганглия пограничного ствола; 19 — эпителий целома; 20 — аорта.

в периферические части нервной трубки, некоторое время продолжают здесь митотически размножаться, однако способность к размножению сохраняют только те нейробласты, у которых еще не зашла далеко специфическая дифференцировка (образование отростков и нейрофибрилл). Спонгиобласты сохраняют неограниченную способность к размножению. В цитоплазме многих из них развиваются опорные тонофибриллы.

Стенка нервной трубки начинает подразделяться на три слоя: внутренний, ближайший к просвету — эпендимный, который вскоре перестает продуцировать нейробласты и становится камбиальным слоем только для нейроглии, а в дальнейшем превращается в эпендиму, выстилающую спинномозговой канал; средний слой — плащевой, содержащий нейробласты и дифференцирующиеся из них нейроны, а также примитивный нейроглиальный остов из спонгиобластов (позднее этот слой образует серое вещество спинного мозга); наружный слой — краевую вуаль, где нейробластов нет, но куда врастают их отростки, дающие начало проводящим путям мозга (т. е. его белому веществу). Раньше всех других и непосредственно прилегая к серому веществу, возникают проводящие пути собственного аппарата спинного мозга, образованные отростками пучковых клеток. Позднее возникают длинные проводящие пути: восходящие — за счет отростков клеток спинного мозга и спинальных ганглиев, нисходящие — за счет отростков нейробластов головного мозга. Отростки клеток, переходящие с правой половины спинного мозга на левую или наоборот, образуют переднюю белую комиссуру.

В вентральной части нервной трубки (теперь правильнее сказать — эмбрионального спинного мозга) в плащевом слое намечаются группы быстро увеличивающихся в размерах нервных клеток; это — зачатки двигательных ядер. Их нейриты вырастают из спинного мозга на периферию, образуя парные сегментарно расположенные пучки — вентральные корешки спинномозговых нервов. Одеваясь миелином, эти отростки становятся двигательными нервными волокнами и прорастают через мезенхиму к развивающейся скелетной мускулатуре, иннервируя ее волокна и образуя на них двигательные нервные окончания (моторные блешки).

Во время замыкания нервного желобка в трубку утолщенные края нервного желобка (нервные валики) ложатся между образующейся и погружающейся нервной трубкой и срастающейся над ней кожной эктодермой. Срастаясь вместе, правый и левый валики образуют ганглиозную пластинку, которая тянется вдоль всего спинного мозга. Вначале сплошная ганглиозная пластинка затем сегментируется, образуя парные метамерные зачатки спинальных ганглиев. Эти зачатки затем спускаются несколько в вентральном направлении и ложатся по бокам от нервной трубки. Клетки зачатков спинальных ганглиев — ганглиобласты, как и медуллобласты нервной трубки, дифференцируются в двух направлениях: одни становятся нейробластами, другие — элементами нейроглии. Нейробласты приобретают биполярную форму, образуя одновременно два отростка. Периферический отросток (дендрит) растет на периферию в составе смешанного нерва и, покрываясь миелином, становится чувствительным нервным волокном; он образует в каком-либо из органов тела чувствительное нервное окончание (рецептор). Центральный отросток (нейрит) врастает в спинной мозг. Пучки таких отростков, метамерно расположенные, образуют дорсальные, чувствительные корешки спинномозговых нервов. Разветвления нейритов либо оканчиваются на одном из уровней спинного мозга в сером веществе,

либо дорастают до продолговатого мозга и там оканчиваются в чувствительных ядрах Голля и Бурдаха.

Еще у зародыша биполярные нервные клетки зачатков спинных ганглиев постепенно изменяют форму на псевдоуниполярную путем сближения мест отхождения обоих отростков (нейрита и дендрита) и вытягивания прилегающей части клеточного тела в так называемый клеточный отросток. Биполярная форма клеток сохраняется во взрослом состоянии только в ганглиях VIII пары черепномозговых нервов. У многих низших позвоночных — рыб и других — нервные клетки всех чувствительных ганглиев остаются биполярными в течение всей жизни.

Часть клеток ганглиозной пластинки мигрирует далеко от места своего первоначального возникновения и, группируясь в кучки, дает начало вегетативным ганглиям (симпатического пограничного ствола, превертебральных сплетений и, возможно, отчасти интрамуральных сплетений). По данным некоторых исследователей, в образовании симпатических ганглиев принимают участие также клетки вентральной половины нервной трубки, мигрирующие на периферию по вентральным (двигательным) корешкам нервов и их разветвлениям. Клетки интрамуральных ганглиев (в стенках внутренних органов) берут начало главным образом от нейробластов, мигрирующих вдоль ветвей блуждающих и тазовых нервов. К клеткам вегетативных ганглиев подрастают из спинного и головного мозга отростки клеток вегетативных ядер, становящиеся преганглионарными нервными волокнами. Отростки (нейриты) клеток вегетативных ганглиев подрастают к гладкой мускулатуре внутренних органов и сосудов, железам и т. д. и иннервируют их, образуя постганглионарные нервные волокна.

Кроме клеток ганглиев, из ганглиозной пластинки выселяются на периферию также хромафинобласты, образующие хромаффинную ткань (мозговое вещество) надпочечников. Осевшие по дороге кучки хромафинобластов дают начало мелким добавочным хромаффинным, или адреналовым, органам. Из ганглиозной же пластинки у многих позвоночных берут начало хроматофоры (пигментные клетки), примешивающиеся к соединительной ткани и обуславливающие окраску покровов (а иногда и внутренних органов). Наконец, часть клеток ганглиозной пластинки превращается в эктомезенхимну, из которой в дальнейшем образуются некоторые из хрящей (например, гортани).

Начиная с 4-го месяца внутриутробного развития спинной мозг начинает отставать в своем росте от позвоночника и поэтому к моменту рождения оканчивается не на одном уровне с концом позвоночного канала, а значительно краниальнее (на уровне III поясничного позвонка, а через несколько лет внеутробной жизни — даже на уровне I поясничного позвонка). Это явление как бы смещения спинного мозга по отношению к позвоночнику носит название *ascensus medullae spinalis*. Благодаря ему корешки поясничных и крестцовых спинномозговых нервов, выходящих из соответствующих межпозвоночных отверстий, сильно удлиняются и приобретают косое направление по отношению к спинному мозгу. Поэтому задний конец спинного мозга приобретает характерный вид «конского хвоста».

Передний отдел нервной пластинки у высших позвоночных, особенно у млекопитающих и в наибольшей мере у человека, с самого начала расширен, и потому его сворачивание в трубку отстает по сравнению с передним концом спинного мозга. Когда это заворачивание завершается, головной отдел мозга в силу неравномерного роста образует три следующих друг за другом расширения — мозговые пузыри (рис. 88): передний (*prosencephalon*), средний (*mesencephalon*) и зад-

ний (rhombencephalon). Передний мозговой пузырь подразделяется на два: telencephalon (зачаток большого, или концевой, мозга) и diencephalon (зачаток промежуточного мозга). Средний мозговой пузырь, оставаясь неразделенным, дает начало среднему мозгу. Задний мозговой пузырь подразделяется на metencephalon (зачаток мозжечка и моста) и myelencephalon (зачаток продолговатого мозга, без резкой границы переходящий в эмбриональный спинной мозг). Боковые стенки зачатка промежуточного мозга образуют объемистые выпячивания — глазные пузыри, являющиеся зачатками глаз.

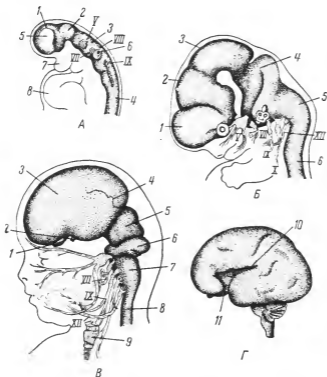


Рис. 88. Развитие головного мозга (четыре последовательные стадии) (из Паттена).

А — стадии трех мозговых пузырей: 1 — prosencephalon; 2 — mesencephalon; 3 — rhombencephalon; 4 — спинной мозг; 5 — глазной пузырь; 6 — слуховая ямка; 7 — нижнечелюстной отросток; 8 — сердце. Б — стадии пяти мозговых пузырей: 1 — telencephalon; 2 — diencephalon; 3 — mesencephalon; 4 — metencephalon; 5 — myelencephalon; 6 — спинной мозг. В, Г — формирование definitivo-ных отношений отделов головного мозга: 1 — обонятельная доля; 2 — перекрест зрительных пучков; 3 — полушария большого мозга; 4 — контур промежуточного мозга; 5 — средний мозг; 6 — мозжечок; 7 — продолговатый мозг; 8 — спинной мозг; 9 — гортань; 10 — сильвиева борозда; 11 — релякс островок на дне сильвиевой ямки. Римские цифры на А — места отхождения будущих черепномозговых нервов; на Б и В — черепномозговые нервы.

Первоначальное расположение мозговых пузырей по одной прямой линии, являющейся продолжением спинного мозга, у высших позвоночных, а особенно у человека, вскоре изменяется в связи с мощным развитием некоторых отделов головного мозга. Головной отдел нервной трубки образует три изгиба, обусловленных усиленным ростом мозговых пузырей: теменной (на уровне среднего мозгового пузыря, см. рис. 88, Б), где оба передних мозговых пузыря перегибаются вентрально над передним концом хорды; затылочный (в области заднего мозгового пузыря на месте перехода спинного мозга в продолговатый), также вентральный, и мостовой, направленный в противоположную сторону по сравнению с двумя первыми, а именно дорсально. Благодаря этому изгибу мозжечок нависает над дорсальной стенкой продолговатого мозга.

Дальнейшие преобразования отделов головного мозга заключаются, во-первых, в резко неравномерном росте отдельных частей его стенки, благодаря чему одни части резко утолщаются, становятся массивными, а другие отстают в развитии или растягиваются в тонкие пластинки,

состоящие из одного слоя эпендимных клеток (так обстоит, например, в области образования сосудистых сплетений). Во-вторых, возникают различного рода глубокие и поверхностные складки мозговых стенок, определяющие рельеф различных отделов мозга (доли больших полушарий и мозжечка, борозды и извилины). Наконец, происходит дифференцировка стенок мозговых пузырей, протекающая в принципе так же, как при развитии спинного мозга, но с тем существенным отличием, что массы серого вещества, содержащие нервные клетки и синаптические связи между ними, развиваются в головном мозге не только внутри от белого вещества (проводящих путей), но и снаружи от него (кора больших полушарий, среднего мозга и мозжечка). Эти корковые, или экранные, центры головного мозга постепенно приобретают сложное и весьма закономерное слоистое строение.

Мозговые оболочки развиваются из мезенхимной (возможно, экто-мезенхимной) основы. Эпителиоидные клетки, выстилающие субарханоидальную и субниальную полости, имеют нейральное происхождение — выселяются на ранних стадиях развития из нервной трубки или ганглиозной пластинки.

Черепномозговые нервы развиваются в принципе сходно со спинномозговыми, с тем лишь отличием, что не все они являются смешанными. Чисто двигательные нервы (например, III пара, глазодвигательные) возникают как пучки отростков нервных клеток соответствующих ядер, заложенных в сером веществе мозга (в данном случае среднего). Таким же образом за счет ядер продолговатого мозга возникают IV, VI, XII пары нервов. Чисто чувствительные (VIII пара) возникают как пучки отростков клеток соответствующих ганглиев. Смешанные нервы (V, VII и IX пары) возникают из обоих источников, подобно спинномозговым нервам. Следует добавить, что ганглии черепномозговых нервов возникают не из общей ганглиозной пластинки, каковой в головном отделе нейрального зачатка не имеется, а из отдельных изолированных закладок в составе эктодермы — плакод (см. ниже на примере развития ганглиев VIII пары, связанной с органом слуха).

Совершенно особняком стоят I и II пары черепномозговых нервов, которые развиваются как выпячивания соответствующих мозговых пузырей (telencephalon и diencephalon).

Развитие органа слуха начинается с возникновения в задней части головы, над первой парой жаберных щелей, двух (парных) утолщений эктодермы — лабиринтных плакод. Затем эти утолщения впячиваются, превращаясь в ямки, и, наконец, отшнуровываются от эктодермы и погружаются в мезенхиму, превращаясь в так называемые слуховые пузырьки. Эти пузырьки представляют собой зачаток внутреннего уха. Часть клеток этих пузырьков, еще до их полного замыкания выселяется в окружающую мезенхиму и здесь образует зачатки чувствительных ганглиев VIII пары черепномозговых нервов. Путем сложных преобразований формы слуховые пузырьки превращаются в перепончатый лабиринт (рис. 89). К специализирующимся на восприятии раздражений участкам перепончатого лабиринта (чувствительным клеткам статических гребешков и пятен, а также кортиева органа) подрастают периферические отростки (дендриты) нервных клеток чувствительных ганглиев VIII пары нервов. В соответствии с дифференцировкой слухового пузырька на два отдела — орган равновесия (sacculus, utriculus, полукружные каналы) и орган слуха (улитка) — ганглий VIII пары также подразделяется на два ганглия: вестибулярный и спиральный (улитковый).

Вокруг перепончатого лабиринта сгущается мезенхима, образуя в дальнейшем костную ткань костного лабиринта.

Среднее ухо (барабанная полость) возникает из передней пары жаберных карманов. Соединение жаберного кармана с глоточной областью передней кишки сохраняется в виде евстахиевой трубы. Наружный слуховой проход образуется за счет первой пары жаберных щелей, а ушная раковина — из кожной складки, окружающей наружное слуховое отверстие, в соединительной ткани которой дифференцируется эластический хрящ. У млекопитающих и человека, в отличие от низших позво-

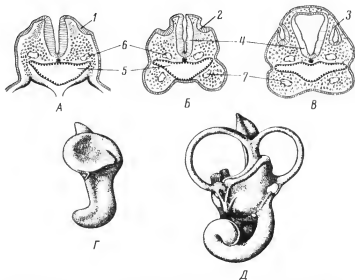


Рис. 89. Развитие внутреннего уха (пять последовательных стадий).

А—В — поперечные разрезы; Г, Д — общий вид развивающегося перепончатого лабиринта (по Эри и Стритеру, из Паттена). А — образование лабиринтных плаков (зародыш с 9 сомитами); Б — возникновение слуховых ямок (зародыш с 16 сомитами); В — формирование слуховых пузырьков (зародыш с 30 сомитами); Г—Д — стадии формирования перепончатого лабиринта (Г — у зародыша 11 мм; Д — у зародыша 20 мм). 1 — лабиринтная плака; 2 — слуховая ямка; 3 — слуховой пузырек; 4 — *myelencephalon*; 5 — глотка; 6 — дорсальная аорта; 7 — вентральная аорта.

ночных, не происходит прорыва жаберных щелей в жаберные карманы; эпителий дна I жаберной щели и эпителий дна I жаберного кармана вместе с разделяющей их тонкой соединительнотканной прослойкой образуют барабанную перепонку. В мезенхиме, окружающей эпителиальный жаберный карман, развиваются слуховые косточки: молоточек — из сочленовидной головки меккелева хряща и накладки сочленовидной косточки (*os articulare*), наковальня — из небноквадратной кости, стремечко — из частей гиоидной дуги. Вдаваясь в барабанную полость, эти косточки, однако, остаются отделенными от нее (и как бы одетыми) слизистой оболочкой бывшего жаберного кармана.

Особенной сложностью отличается развитие глаза (рис. 90). Как уже говорилось, первая закладка органов зрения возникает в форме глазных пузырей, являющихся выпячиванием боковых стенок промежуточного мозга. Латеральные, расширенные части глазных пузырей впячиваются наподобие того, как происходит впячивание вегетативной части бластулы у ланцетника, и зачатки глаз принимают форму дву-

слоистых глазных бокалов, или чаш. Стебельки («ножки» бокалов) представляют собой зачатки зрительных нервов (точнее — трактов или пучков), а расширенные двуслойные части — зачатки сетчатой оболочки глаза. При этом наружный, более тонкий листок глазного

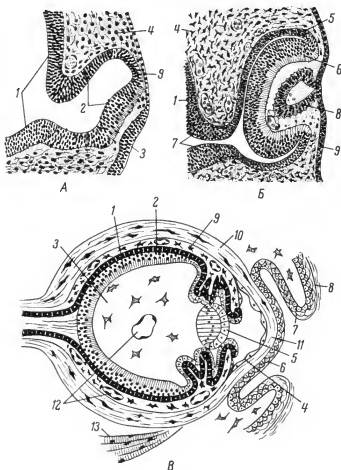


Рис. 90. Развитие глаза (три последовательные стадии) (А, В — по Манн, из Паттена; В — ориг.).

А — глазной пузырь и хрусталиковая плакода; В — глазной бокал и зачаток хрусталика. 1 — стенка промежуточного мозга; 2 — глазной пузырь; 3 — хрусталиковая плакода; 4 — мезенхима; 5 — наружный листок глазного бокала; 6 — внутренний листок глазного бокала; 7 — глазной стебелек; 8 — зачаток хрусталика; 9 — кожная эктодерма. В — схема эмбриональных зачатков, участвующих в формировании закладки глаза, и их тканевых производных. Производные глазного бокала: 1 — сетчатка; 2 — ее пигментный эпителий; вероятно, также 3 — стекловидное тело и 4 — десцеметов «мембрана». Производные хрусталиковой плакоды: 5 — хрусталик. Производные кожной эктодермы: 6 — эпителий роговицы; 7 — эпителий конъюнктивы; 8 — эпидермис век; 9 — сосудистая оболочка. Производные мезенхимы: 10 — склера; 11 — соединительнотканная основа роговицы; 12 — сосуды стекловидного тела и сетчатки. Производные мезодермы (двух первых пар мезодермальных сегментов): 13 — наружные глазные мышцы.

бокала становится пигментным эпителием, а внутренний листок дифференцируется во все остальные слои сетчатки. Сосудистая оболочка и склера развиваются из окружающей глазной бокал мезенхимы.

Еще на стадии глазных пузырей в тех местах эктодермы, к которым подрастают справа и слева глазные пузыри, возникают утолщения — хрусталиковые плакиды (см. рис. 90, А). Одновременно с впячиванием глазных пузырей происходит впячивание этих плакод, затем отшнуровывание их от кожной эктодермы в виде двух пузырьков и втягивание их в полость образующихся глазных бокалов (см. рис. 90, Б). Наружные, обращенные к кожной эктодерме стенки пузырьков остаются тонкими и образуют так называемый эпителий хрусталиковой сумки, внутренние стенки утолщаются и образуют тело хрусталика. Клетки здесь становятся высокопризматическими и в дальнейшем превращаются в хрусталиковые волокна (см. рис. 90, В).

Края глазного бокала, сильно истончаясь, загибаются кнаружи от хрусталика и образуют радужинную часть сетчатки. Соответственно загибаются, отставая в этом месте от склеры, и края сосудистой оболочки, образуя соединительнотканную основу радужины. В ней за счет части клеток края глазного бокала развиваются сократимые элементы нейральной природы — волокна сфинктера и дилататора зрачка.

Кожная эктодерма, сомкнувшаяся после отшнуровывания от нее зачатков хрусталиков, образует в этом месте не ороговевающий кожный эпителий (эпидермис), а прозрачный, неороговевающий эпителий роговицы. Подстилающая его мезенхима дифференцируется в соединительнотканную основу роговицы, являющуюся прямым продолжением склеры. Образовавшаяся между роговицей и радужинной полостью — передняя камера глаза — выстилается тонким слоем плоских клеток, так называемым десцеметовым эндотелием, имеющим нейральное происхождение; его клетки, по-видимому, выселяются из краев глазного бокала, загибающихся через края зрачка на переднюю (наружную) сторону радужины.

В основном нейроглиальное происхождение имеет и стекловидное тело. Стебельки глазных бокалов постепенно утрачивают свою полость, так как в них вырастают центральные отростки ганглиозных клеток сетчатки, образующие волокна зрительного нерва. Эти волокна вырастают далее до зрительных чертогов (зрительных бугров), связывая сетчатку с мозгом. Но так как сама сетчатка (и глазной стебелек) возникает как вырост мозга, то, по сути дела, волокна зрительного нерва не выходят за пределы мозга, и их следует сравнивать не с волокнами периферических нервов, а с проводящими путями трактов или пучков головного и спинного мозга. Вот почему зрительный нерв правильнее называть не нервом, а зрительным трактом или пучком.

В качестве выростов мозга (а именно telencephalon) возникают и обонятельные тракты, вздутые передние концы которых становятся обонятельными луковицами. У человека эти обонятельные доли мозга развиты слабо. У низших позвоночных они представлены мощно развитыми обонятельными лопастями, которые, например у акул, превышают по размерам слабо развитый у этих животных большой мозг. Эпителий обонятельной области слизистой оболочки носовой полости с его чувствительными (обонятельными) клетками возникает путем обособления и погружения в состав стенки носовой полости переднего участка нервной пластинки. Прежнее представление о возникновении эпителия обонятельной выстилки за счет «обонятельной плакиды» оказалось ошибочным. Центральные (нейритоподобные) отростки обонятельных клеток вырастают в вентральную поверхность обонятельных луковиц и там вступают в синаптический контакт с дифференцирующимися митральными клетками луковиц.

РАЗВИТИЕ КОЖИ И ЕЕ ПРОИЗВОДНЫХ

Кожный эпителий (эпидермис) развивается из кожной эктодермы. У раннего человеческого зародыша он однослойен, затем делается двух- и многослойным неороговевающим, позднее начинает ороговеть (рис. 91). Соединительнотканная основа кожи (дерма, кутис) имеет мезенхимное происхождение, беря начало из разрыхляющихся дерматомов (кожных пластинок сомитов).

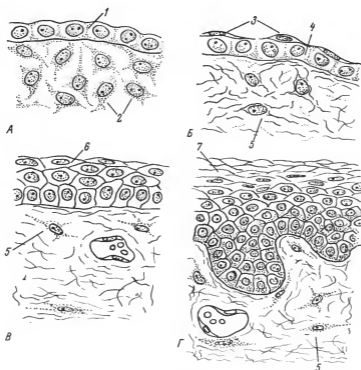


Рис. 91. Развитие эпидермиса у зародыша человека (по Паттену, с изменениями).

А — закладка кожи у зародыша 2,1 мм длины (эпидермис однослойен); Б — кожа зародыша 16 мм длины (эпидермис двухслойен); В — кожа зародыша 32 мм длины (эпидермис многослойный неороговевающий); Г — кожа плода 145 мм (эпидермис многослойный ороговевающий). 1 — кожная эктодерма; 2 — мезенхима; 3 — перидерма; 4 — базальный слой клеток эпидермиса; 5 — эмбриональная соединительная ткань; 6 — многослойный неороговевающий эпителий; 7 — многослойный ороговевающий эпителий.

Производные кожи (волосы, ногти, железы) развиваются за счет эпидермиса. Потовые железы возникают в виде плотных вращаний эпителия в соединительную ткань (рис. 92). Просвет в них появляется позднее.

Зачатки волос (рис. 93) появляются у зародыша человека на третьем месяце внутриутробного развития. По способу своего образования волосы весьма напоминают железы. В противоположность чешуям рептилий и перьям птиц, которые возникают в виде эпидермальных выпячиваний, покрывающих соединительнотканый вырост (сосочек), волосы появляются в виде косо направленных плотных цилиндрических впячиваний эпителия в соединительную ткань. Позднее в таком плотном зачатке появляется просвет — полость наружного волосного

влагалища. Конец волосяного зачатка, несколько вздуваясь, становится волосяной луковицей, в которую вырастает снизу соединительнотканый сосочек с сосудами, питающими развивающийся волос. От луковицы в результате усиленного размножения ее клеток начинает вырастать в еще плотную клеточную массу эпителиального цилиндра конусовидный зачаток волоса. При этом центральные клетки цилиндра ороговевают и распадаются, вследствие чего в плотном эпителиальном цилиндре и получается выше упомянутый центральный канал, постепенно продолжающийся в сторону эпидермиса и в конце концов открывающийся на его поверхности. На месте перехода эпителиального цилиндра в эпидермис волосяной канал идет параллельно поверхности, образуя резкий перегиб.

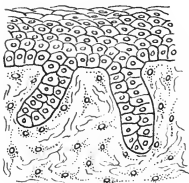


Рис. 92. Зачатки потовых желез у 5-месячного плода человека в виде плотных вращаний эпидермиса в подлежащую соединительную ткань.

Оставшиеся неороговевающими клетки эпителиального цилиндра образуют наружное волосяное влагалище. Конусовидный зачаток волоса одет слоем ороговевающих клеток, образующих внутреннее волосяное влагалище. Позже, когда и конец самого волоса достаточно ороговеет, он прорывает внутреннее волосяное влагалище и дальше самостоятельно прокладывает себе дорогу в эпителиальном цилиндре.

К 5—6-му месяцу внутриутробного развития весь плод покрыт волосным покровом, так называемым lanugo, который позднее отпадает и заменяется новыми генерациями волос лишь на голове.

Сальные железы возникают в виде боковых выпячиваний цилиндрического волосяного зачатка (см. рис. 93). Соединительнотканная волосяная сумка и гладкая мышца, поднимающая волос, дифференцируются из мезенхимы.

Молочные железы, произойдя в филогенезе от специфических (апокриновых) потовых желез, отличаются значительно более сложным строением (ветвление концевых отделов и выводных протоков). Они возникают в виде сначала массивных, а затем ветвящихся вращаний кожного эпителия в соединительную ткань. Как и при развитии потовых желез, просвет в них появляется позднее (рис. 94). Зачатки молочных желез появляются в местах «молочных точек», расположенных на «молочных линиях». У многих животных (собак и др.) вдоль молочных линий развивается по несколько желез. У человека это встречается лишь в виде аномалии (рис. 95). Еще реже молочные железы и соски возникают в совсем необычных местах (спина, конечности).

РАЗВИТИЕ ОРГАНОВ ПИЩЕВАРЕНИЯ И ДЫХАНИЯ

Как описано в гл. VIII, кишечная трубка зародыша возникает из крыши желточного мешка. Кишечная энтодерма образует внутренний (нижний) листок зародышевого щитка и одновременно крышу желточного мешка. Вначале она представляет плоскую пластинку клеток, затем выгибается, образуя кишечный желобок. Этот желобок далее замыкается в трубку, в направлении от переднего, а затем и заднего концов к среднему отделу, где дольше всего сохраняется связь полости

кишечной трубки с желточным мешком. На переднем и на заднем концах кишечная трубка долго остается слепо замкнутой. В этих местах ее стенка вплотную прилегает к утолщенным участкам кожной эктодермы соответственно на переднем и на заднем концах тела.

Самый передний отдел кишечной трубки образован не кишечной энтодермой, а материалом прехордальной пластинки. Пре-

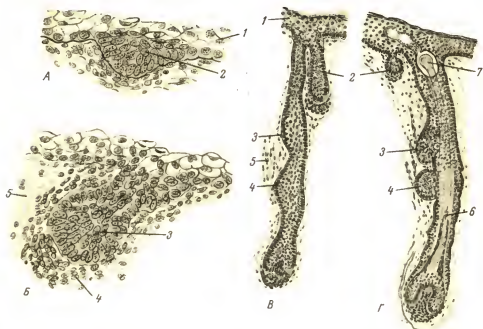


Рис. 93. Развитие волоса у плода человека (по Шафферу).

А — ранняя, Б — более поздняя закладка волоса у 3-месячного плода: 1 — эпидермис; 2 — зачаток волоса; 3 — зачаток волосяного конуса; 4 — зачаток волосяного сосочка; 5 — соединительная ткань. В, Г — две последовательные стадии развития волоса у 5-месячного плода: 1 — эпидермис; 2 — зачаток волоса; 3 — зачаток сальной железы; 4 — зачаток волосяного ложа; 5 — мускул — выпрямитель волоса; 6 — волосяной конус; 7 — волосяной канал.

хордальная пластинка представляет собой зачаток со сложными потенциями развития. Так, латеральные ее части не входят в состав кишечной трубки, а идут на образование первых двух пар мезодермальных сомитов, дающих начало наружным глазным мышцам. Медиальный участок, разрастаясь, образует эпителиальную выстилку переднего отдела кишечной трубки. Эпителий, образующийся из материала прехордальной пластинки, в противоположность кишечному эпителию является многослойным плоским и относится к эпителиям кожного типа. Следовательно, прехордальную пластинку (по крайней мере частично) можно рассматривать как погружившийся внутрь зародыша участок наружного зародышевого листка — эктодермы, оказывающийся в составе внутреннего зародышевого листка. Это погружение у позвоночных и человека совершается на очень ранних стадиях развития, еще в ходе гаструляции: прехордальная пластинка первой, еще раньше хордальной пластинки, инвагинирует через дорсальную губу blastopore.

В месте соприкосновения переднего, слепого конца кишечной трубки с кожной эктодермой переднего конца тела утолщенная эктодерма

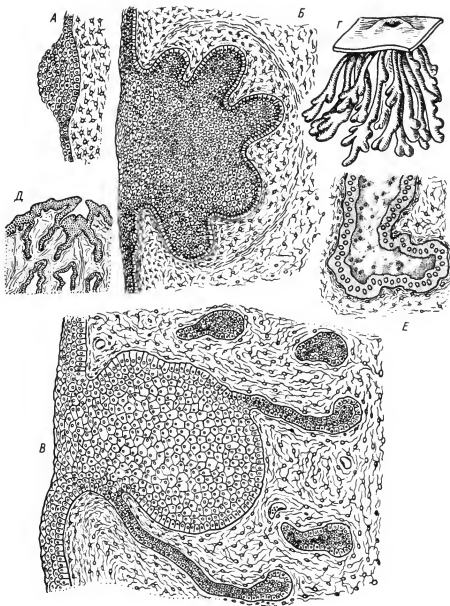


Рис. 94. Развитие молочной железы у зародыша и плода человека (из Паттена).

А — зачаток молочной железы у зародыша 11 мм длины; Б — зачаток молочной железы у плода 100 мм длины; В — зачаток молочной железы у плода 200 мм длины; Г — реконструкция врастающих эпителиальных тяжей молочной железы у 6-месячного плода; Д — разрез через сосок и молочную железу зрелого плода; Е — концевой отдел молочной железы того же плода под большим увеличением.

образует впячивание — ротовую бухту. Ее дно вместе с эпителием переднего конца кишечной трубки представляет первичную глоточную перепонку. Позднее, когда происходит прорыв глоточной перепонки, эктодерма ротовой бухты и выстилка передней кишки смыкаются по краям разрыва и оказываются постепенно переходящими друг в друга, так как они являются частями единой эктодермы и, следовательно, не чужеродны друг другу. Из эктодермы ротовой бухты развивается эпи-

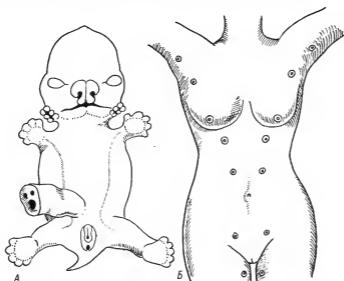


Рис. 95. Схемы расположения „молочных линий“ у зародышей млекопитающих (А) и наиболее обычных мест расположения избыточных сосков и молочных желез, встречающихся у женщин (Б).

телией преддверия ротовой полости, а из материала прехордальной пластинки — эпителиальная выстилка остальной, большей части ротовой полости, глотки, пищевода и дыхательных путей (от трахеи до легочных альвеол). Таким образом, граница между производными обоих зачатков проходит примерно по линии зубов. Оба эпителия — эпидермальной природы, поэтому между ними возникает не стык, а постепенный переход.

Ротовая бухта (или впадина) соответствует не только переднему отделу дефинитивной ротовой полости (преддверию рта), но и части носовой полости. Первоначально обонятельные ямки (см. стр. 158—159) открываются отверстиями (первичными хоанами) в крыше ротовой впадины. Но затем от срастающихся друг с другом верхнечелюстных отростков начинают внутрь впадины расти пластинчатые выросты — нёбные отростки, которые и разделяют ротовую впадину на два этажа: верхний — носовую полость, куда теперь и открываются хоаны, и нижний — ротовую полость. Позади твердого нёба эти полости сообщаются друг с другом посредством дефинитивных хоан. Позднее развивается носовая перегородка, разделяющая носовую полость на правую и левую парные части (рис. 96).

При недоразвитии верхнечелюстных и нёбных отростков ноздри могут сообщаться спереди с ротовым отверстием, причем средняя часть верхней губы и твердое нёбо отсутствуют. При меньшей степени недо-

развития верхней челюсти получают уродства типа заячьей губы, а при недоразвитии твердого нёба — типа волчьей пасти.

О развитии жаберных щелей и жаберных карманов (рис. 97) говорилось в гл. VIII.

Кишечная трубка, быстро удлиняясь, образует все более усложняющиеся петлеобразные изгибы (рис. 98). Стенка ее вначале представлена энтодермой и прилегающим к ней висцеральным листком спланхнотомов.

Позднее между ними появляется мезенхима, клетки которой высеваются из висцерального листка спланхнотомов и, усиленно размножаясь, быстро образуют основную толщу кишечной стенки. Энтодермальный листок дает начало кишечному эпителию и его железистым производным (железы желудка и кишечника, печень, поджелудочная железа). В мезенхиме развивается соединительная ткань с сосудами и гладкая мускулатура. Эпителиальный висцеральный листок спланхнотомов становится мезотелием серозной оболочки. Первоначально кишечная трубка имеет однородное строение по всей длине. Позднее намечается расширенный участок с утолщенной стенкой — зачаток желудка. Железы желудка и крипты кишечника возникают путем множественных вставаний (впячиваний) эпителия в мезенхиму с последующей соответственной дифференцировкой клеток, ворсинки кишечника — путем выпячива-

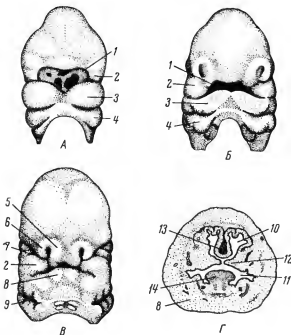


Рис. 96. Развитие лица, ротовой и носовой полостей (из Паттена).

А, Б, В — три стадии формирования лица человеческого зародыша (А — стадия 4 неделя, 3,5 мм; Б — стадия 5 неделя, 6,5 мм; В — стадия 6 неделя, 12 мм); Г — поперечный разрез мордочки зародыша свиной перед срастанием небных отростков и отделением носовой полости от ротовой. 1 — ротовая ямка, прорыв ротовой перепонки; 2 — верхнечелюстной отросток; 3 — нижнечелюстная дуга; 4 — гиоидная дуга; 5 — назомедиальный отросток; 6 — назолатеральный отросток; 7 — носоглазничная ямка; 8 — нижняя челюсть; 9 — первая жаберная щель; 10 — носовая полость; 11 — ротовая полость; 12 — латеральные небные отростки (еще не сросшиеся); 13 — носовая перегородка; 14 — язык.

ний эпителия и подстилающей его мезенхимы в просвет кишки. Ворсинки образуются не только в тонкой кишке, но и в толстой, однако здесь они позднее сглаживаются и исчезают.

Спланхнотомы правой и левой сторон тела, сближаясь над и под кишечной трубкой, образуют мезентерии — спинной (по всей длине кишечной трубки) и брюшной (только в области желудка и передней части двенадцатиперстной кишки). Кишечная трубка оказывается как бы подвешенной на спинном мезентерии, который в силу большой длины кишки и малой протяженности линии прикрепления к стенке тела образует веерообразные складки, за что и получил название брыжейки

(брыжи — старинный складчатый кружевной воротник). Через дорсальный мезентерий происходит врастание нервных волокон и вселение нейробластов в стенку кишечной трубки. В вентральном мезентерии происходит формирование печени и поджелудочной железы, возникающих путем выпячиваний энтодермального эпителия в мезеихиму.

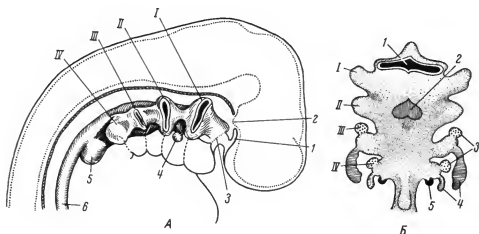


Рис. 97. Развитие жаберной области передней кишки (из Паттена).

А — глоточная область кишки человеческого зародыша 4 мм (4-я неделя развития); 1 — карман Ратке; 2 — вырост воронки промежуточного мозга; 3 — положение ротовой перепонки до ее резорбции; 4 — зачаток щитовидной железы; 5 — зачаток дыхательных путей; 6 — пищевод. Б — схема жаберной области передней кишки зародыша того же возраста, вид с вентральной поверхности: 1 — рот; 2 — зачаток щитовидной железы; 3 — зачатки околощитовидных желез; 4 — зачатки зубной железы; 5 — пост-бранхиальное тельце. Римскими цифрами на А и Б обозначены жаберные карманы.

Зачаток печени имеет вначале вид желобообразного выпячивания утолщенного энтодермального эпителия кишечной трубки. Передняя часть этого выпячивания (*pars hepatica*), сильно разрастаясь, образует паренхиму печени, задняя (*pars cystica*) — желчный пузырь. Желобообразное выпячивание эпителия кишки, отщипываясь от кишечной стенки, образует *ductus choledochus*, открывающийся в полость кишки. В него в свою очередь открываются печеночный и желчнопузырный протоки (рис. 99).

Зачаток печеночной паренхимы приобретает вид системы ветвящихся эпителиальных тяжей, между которыми разветвляются сосуды. Лишь на значительно более поздних стадиях формируются доли печени, а эпите-

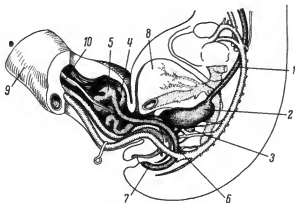


Рис. 98. Развитие средней кишки. Временное внезародышевое расположение петель кишки у зародыша 23 мм длины (из Паттена).

1 — пищевод; 2 — желудок; 3 — поджелудочная железа; 4 — тонкая кишка; 5 — слепая кишка; 6 — толстая кишка; 7 — прямая кишка; 8 — печень; 9 — пупочный канатик; 10 — желчный стебелек.

лиальные тяжи приобретают упорядоченное расположение в виде печеночных балок.

Поджелудочная железа образуется из одного непарного дорсального зачатка и из двух парных вентральных. Первый открывается в полость кишки санториновым протоком (на дорсальной стенке кишки напротив отверстия ductus choledochus), вторые — общим вир-

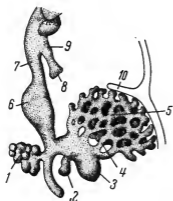


Рис. 99. Развитие печени и поджелудочной железы. Полусхематическое изображение пищеварительного тракта зародыша свиньи длиной 5,5 мм (из Паттена).

1 — дорсальная закладка поджелудочной железы; 2 — вентральная закладка поджелудочной железы; 3 — желчный пузырь; 4 — печеночные протоки; 5 — печеночные трубки; 6 — желудок; 7 — пищевод; 8 — зачаток легких; 9 — трахея; 10 — septum transversum.

сунговым протоком (рядом с отверстием ductus choledochus). Позднее в результате вращений кишечника при его росте и неравномерного роста кишечной стенки оба зачатка — дорсальный и парный вентральный —

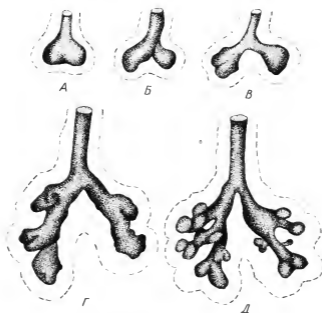


Рис. 100. Развитие легких (пять последовательных стадий дихотомического ветвления эпителиальной закладки воздухоносных путей) (по Хейссу, из Бенига).

Зародыш человека: А — 4 мм; Б — 4,6 мм; В — 5,9 мм; Г, Д — зародыши более поздних стадий.

сближаются и сливаются, а санторинов проток облитерируется. Как экзокринная, так и эндокринная (островковая) части поджелудочной железы имеют общее происхождение из всех трех зачатков органа.

Легкие развиваются как древовидно разветвляющиеся выросты эпителия передней кишки, врастающие в мезенхимную основу (рис. 100). В соответствии с этим эпителиальная выстилка дыхательных путей обнаруживает особенности эпителиев кожного типа. Окончательное развитие эпителия альвеол имеет место лишь после рождения, а именно после первого наполнения легкого воздухом.

РАЗВИТИЕ МОЧЕПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ

В развитии мочеполовой системы у зародыша человека находит особенно яркое отражение филогенетическая история этой системы органов в ряду позвоночных. Поэтому для понимания сложных перестроек зародышевой выделительной системы у человека необходимо сначала вкратце остановиться на развитии органов выделения в филогенезе животного мира.

Наиболее примитивные многоклеточные животные (губки, кишечноротовые) лишены специальных выделительных органов; у них каждая клетка тела имеет возможность выводить продукты обмена в наружную среду (воду). У низших червей (например, плоских) распространены наиболее примитивные органы выделения — протонефридии (рис. 101, А), представляющие собой сильно разветвленные в тканях тела трубочки, открывающиеся на поверхности кожи выделительными порами. Обычно бывает одна пара протонефридиев на все тело червя, даже у сегментированных форм (ленточные черви); иначе говоря, протонефридии не имеют сегментарного характера. Их разветвления оканчиваются в тканях слепо замкнутыми концами, причем каждый из этих концов образован чаще всего одной крупной клеткой — солиноцитом, снабженным пучком длинных жгутиков («мерцательное пламя»), колебательные движения которых гонят ток жидкости в сторону выводного отверстия. Отсутствие кровеносной системы, которая у вышестоящих животных забирает продукты обмена из тканей и несет их к почкам, у плоских червей компенсируется сильной разветвленностью протонефридиальных трубочек, проникающих во все участки тела.

У высших — кольчатых червей (дождевой червь и др.), у которых появляются вторичная полость тела (целом) и кровеносная система, органами выделения являются метанефридии, или целомодукты (см. рис. 96, Б) — метамерные образования, имеющиеся во многих сегментах тела (в количестве по паре на сегмент). Метанефридии открываются одним воронкообразно расширенным концом в целом, а другим — на поверхности кожи (выделительные поры). Воронка по краям имеет реснички, которые, мерцая, гонят ток жидкости из целомической полости через метанефридий наружу, во внешнюю среду. Метанефридиальные каналы, имеющие обычно извитой ход, оплетены кровеносными сосудами. При протекании жидкости по каналу из нее в кровь всасывается некоторое количество воды, благодаря чему происходит сгущение выводимых из организма экскретов. В тех сегментах тела, где в стенке целома развиваются половые клетки, нефридии служат также и для выведения наружу половых клеток.

Метанефридии являются прототипом органов выделения позвоночных. Почечные каналы позвоночных являются сильно видоизмененными метанефридиальными трубочками.

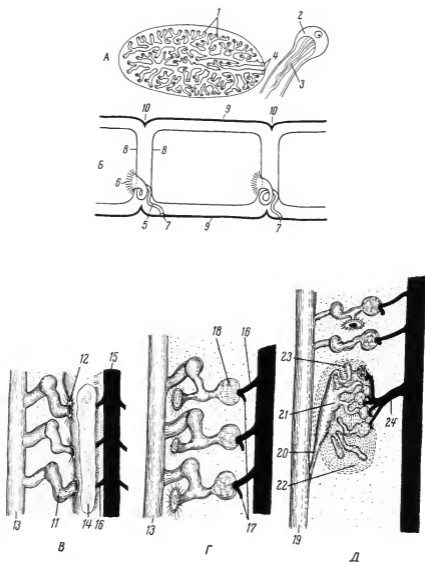


Рис. 101. Схемы строения различных типов выделительных органов.

А — протонефридии (нижние черви); Б — метанефридии (кольчатые черви); В — предпочка (зародыши и личинки нижних позвоночных); Г — первичная почка (нижние позвоночные); Д — вторичная почка (высшие позвоночные); Е — вторичная почка (развивающаяся вторичная почка зародыша). 1 — концевые разветвления протонефридиев; 2 — то же при большем увеличении (видна крупная клетка — соленицит, замыкающая слепой конец веточки протонефридия); 3 — «мерцательная плазма»; 4 — выводные отверстия протонефридиев (одна пара на все тело червя); 5 — каналец метанефридия; 6 — его мерцательная воронка, открытая в целом; 7 — выводные отверстия метанефридиев (по паре на сегмент); 8 — стенка целома (вторичной полости тела); 9 — кожный эпителий; 10 — границы между сегментами тела; 11 — каналец предпочки; 12 — его мерцательная воронка, открытая в целом; 13 — проток предпочки (вольфов канал); 14 — гломерус (клубок кровеносных капилляров, прилегающий снаружи к стенке целома); 15 — ворта; 16 — ее сегментарные веточки (приносящие артерии); 17 — выносящие артерии; 18 — мальпигиево тельце, содержащее мальпигиев капиллярный клубочек; 19 — проток первичной почки (вольфов канал); 20 — мочеточник; 21 — лоханка; 22 — метанефрогенная ткань; 23 — развивающиеся канальцы вторичной почки; 24 — почечная артерия.

В филогенезе позвоночных произошла последовательная смена трех форм выделительных органов: предпочки (pro-nephros), первичной почки (mesonephros) и вторичной почки (metanephros). Эти же три формы выделительных органов сменяют друг друга и при развитии зародыша высших позвоночных и человека.

Предпочка (см. рис. 96, В), по-видимому, функционировала у вымерших предков позвоночных в их взрослом состоянии. Из современных позвоночных во взрослом состоянии снабжены предпочками лишь некоторые ианбелее примитивные формы (миксины из круглоротых, некоторые низшие рыбы). У большинства низших позвоночных (рыбы, амфибии) предпочка функционирует лишь в зародышесвом или личиночном состоянии, а у взрослых форм замещается первичной почкой.

Характерными чертами предпочки являются: локализация в области ианбелее кранальных сегментов тела, например, у селакхий уже начиная с третьего и четвертого сегментов (отсюда другое ее название — головная почка), малое количество сегментов, в которых имеются ее канальцы (от 2 до 4), наличие канальцев предпочки в количестве лишь одной пары на каждый из этих сегментов, наличие широкой мерцательной воронки, открывающейся в целом, и отсутствие непосредственной функциональной связи с кровеносной системой. Канальцы предпочки открываются, в отличие от метанефридиев кольчатых червей, не непосредственно на поверхность кожи, а в общий (парный) канал (или проток) предпочки, который тянется к заднему концу тела и здесь открывается в клоаку, т. е. в задний отдел кишечника¹. Таким образом, продукты обмена, собираемые кровью из всех тканей и органов тела, поступают из кровеносных сосудов, образующих около определенных участков стенки целома сосудистые клубки (гломусы), во вторичную полость тела. Отсюда через канальцы предпочки они поступают в канальцы предпочки, далее в клоаку и выводятся во внешнюю среду.

У животных с функционирующей предпочкой (например, зародышей рыб, личинок амфибий) ее канальцы возникают следующим образом. Нефротомы нескольких (двух-четырех) наиболее кранальных сегментов тела становятся полыми и вытягиваются в виде канальцев. При этом дорсальные, слепо замкнутые концы каждой пары канальцев отделяются от сомитов, заворачивают назад и растут каудально, срастаясь с такими же загнутыми назад концами других, следующих за ними пар канальцев. В результате такого срастания дорсальных концов двух-четырех передних пар нефротомов возникает пара длинных каналов — протоков предпочки, которые продолжают расти в каудальном направлении своими слепыми концами, пока не дорастут до клоаки, в которую затем и открываются. Вентральные же концы этих пар нефротомов сохраняют связь со спланхнотомом. Их полости открываются в целом отверстиями. Позднее, по мере разрастания канальцев предпочки, их вентральные концы расширяются в виде воронок, края которых образованы клетками с длинными мерцательными ресничками.

Первичная почка (или вольфово тело), являющаяся дефинитивным органом выделения у подавляющего большинства низших позвоночных, представляет собой значительно более сложный орган (см. рис. 101, Г и 102, А). Характерными ее чертами являются следующие: локализация в области туловищных сегментов (отсюда другое ее название — туловищная почка), большое количество (десятки) сег-

¹ Клоакой называют задний отдел кишечника в том случае, если в него открываются отверстия выделительных органов и половых путей.

ментов тела, в которых имеются ее каналы, а также ветвление канальцев (благодаря чему на каждый сегмент может приходиться не по паре, а по нескольку, иногда по многу пар канальцев). Существенным отличием первичной почки от предпочки является установление непосредственной связи ее канальцев (возникающих первоначально тем же способом, что и канальцы предпочки) с кровеносной системой. От канальцев первичной почки отходят полые выросты, заканчивающиеся слепыми расширениями. Слепые концы этих расширений впиваются (наподобие гастролы ланцетника или наподобие глазного бокала), и в возникшие впивания врастают веточки аорты (приносящие артерии), образующие здесь капиллярные клубочки. Из крови, приносимой этими сосудами, продукты азотистого обмена фильтруются сквозь эндотелий капилляров и эпителий концевых капсул в полость канальцев первичной почки. Канальцы первичной почки открываются в специальную пару длинных каналов — каналы первичной почки, или вольфов каналы, которые направляются к

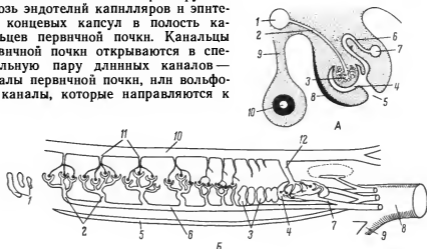


Рис. 102. Развитие почек у зародыша человека.

А — схема первичной почки на поперечном разрезе зародыша (по Кейбелю из А. А. Запарзина): 1 — аорта; 2 — ее сегментарная веточка (приносящая артерия); 3 — мезонефр (капиллярный клубочек); 4 — капсула Шумлянского — Боумена; 5 — мерцательная воронка, открытая в целом; 6 — каналец первичной почки; 7 — вольфов канал; 8 — зачатковый эпителий (закладка гонады); 9 — брыжейка; 10 — кишечная трубка. Б — схема взаимоотношений предпочки, первичной и вторичной почки, мюллерова и вольфова каналов у зародыша человека (ориг.): 1 — рудиментарные каналы предпочки; 2 — канальцы первичной почки (ветвящиеся); 3 — еще не дифференцировавшиеся нефротомы (будущие канальцы первичной почки); 4 — метанефротический зачаток; 5 — мюллеров канал; 6 — вольфов канал; 7 — мочеточник; 8 — клоака; 9 — аллантоис; 10 — аорта; 11 — ее сегментарные веточки; 12 — почечная артерия.

заднему концу тела и здесь впадают в клоаку. Это те же каналы, в которые первоначально открывались канальцы предпочки. У наиболее примитивных из низших позвоночных, например у акул, канальцы, наряду с капсулами и кровеносными клубочками, сохраняют также и воронки, открывающиеся в целом. У большинства же рыб и у амфибий воронки, возникающие в процессе формирования канальцев, затем исчезают, и канальцы первичной почки теряют непосредственную связь с целомом. Следовательно, в отличие от канальцев предпочки, в данном случае продукты обмена поступают в выделительные органы не из вторичной полости тела, а непосредственно из крови, что является значительным усовершенствованием выделительной функции.

У высших позвоночных предпочка закладывается в виде рудимента, функционирующим органом выделения в зародышевой жизни является первичная почка, а во второй половинке эмбрионального развития редуцируется и эта последняя, и на смену ей образуется новая, вторичная

почка (см. рис. 101, Д), которая и является definitivoй (окончательной) почкой у взрослых Amniota. Характерными чертами вторичной почки являются: локализация в наиболее каудальных сегментах туловища (отсюда другое ее название — тазовая почка), огромное количество канальцев и, соответственно, кровеносных клубочков (следовательно, еще более тесная связь с кровеносной системой), отсутствие сегментарности как в развитии и строении почечной паренхимы, так и в кровоснабжении (одна пара почечных артерий). Мочеотводящими путями вторичной почки являются мочеточники, открывающиеся у одних форм в клоаку, у других в мочевой пузырь, развивающийся как выпячивание клоаки (и представляющий собой у высших позвоночных производное проксимальной части аллантоиса).

Переходя к развитию почки у человека, необходимо напомнить, что материалом для образования почечных канальцев служат у зародыша специальные зачатки — сегментные ножки, или нефротомы (см. рис. 102, Б). У высших позвоночных они вначале являются плотными образованиями. В передних и средних сегментах тела материал нефротомов сегментируется. В силу отставания дифференцировки задних сегментов тела по сравнению с лежащими впереди размеры нефротомов делаются кзади все меньшими и располагаются они все более тесно, а наиболее каудально масса нефротомов остается даже совсем несегментированной и образует с каждой стороны тела так называемый метанефрогенный тяж.

Предпочка у млекопитающих и человека, как сказано, закладывается в виде рудиментарного образования. Сегментные канальцы ее остаются сильно недоразвитыми, не образуют воронок и не вступают в связь с целомом. Не образуется и кровеносных клубков (гломерул). Такая рудиментарная предпочка, разумеется, не может нести выделительной функции и вскоре совершенно редуцируется.

Первичная почка развивается из множества туловищных нефротомов, причем, в отличие от первичной почки акуловых рыб, ее канальцы не образуют воронок и не вступают в связь с целомом. Канальцы первичной почки ветвятся, и на их слепо заканчивающихся в мезенхиме концах образуются капсулы с растущими в них сосудистыми клубочками. Первичная почка, как и предпочка, развивается в виде строго метамерного образования, однако после того, как в каждом сегменте тела ее канальцы, ветвясь, дают начало многим канальцам (и, соответственно, мальпигиевым тельцам), первичная почка становится весьма объемистым образованием, канальцы соседних сегментов переплетаются друг с другом и метамерное строение в значительной степени сглаживается. Оно остается полностью выраженным лишь в сегментарном характере кровоснабжения первичной почки, поскольку в каждом сегменте к первичным почкам отходит от аорты по паре артериальных веточек. Отводящие сосуды клубочков так же сегментарно впадают в кардинальную вену.

Если вначале предпочка и первичная почка имеют общий поток (вольфов канал, или проток), то затем этот канал подразделяется на два, из которых один относится к предпочке, а другой — к первичной почке. При этом у низших позвоночных, например у акул, у которых предпочка в зародышевом периоде является функционирующим органом, канал предпочки отщепляет от себя канал первичной почки, который короче первого, поскольку начинается не в наиболее краниальных сегментах. Это отщепление происходит путем продольной перетяжки и последующего отшнуровывания, идущих постепенно в направлении спереди назад. Канал, относящийся только к предпочке, с момента обо-

собления от него канала первичной почки получает название мюллерова канала. Канал первичной почки сохраняет название вольфова канала. Иначе говоря, на ранних стадиях развития название вольфова канала относится к общему протоку предпочки и первичной почки, а на более поздних оно относится только к каналу первичной почки, тогда как каналу предпочки, хотя он и возник раньше его, дают новое название мюллерова канала. У зародышей и личинок низших позвоночных канальцы предпочки открываются (после обособления вольфова протока) именно в мюллеров канал.

Что касается высших позвоночных, в частности млекопитающих и человека, то здесь рудиментарные канальцы предпочки не образуют никакого протока. Образующийся вольфов канал есть проток только первичной почки. Позднее от его стенки постепенно в направлении спереди назад отщепляется плотный клеточный тяж, который затем приобретает просвет и становится мюллеровым каналом. Иначе говоря, здесь канал, соответствующий протоку предпочки (хотя и не вступающий в связь с ее канальцами), возникает путем отщепления от филогенетически более позднего образования — канала первичной почки. Такие обратные, по сравнению с селахиями, отношения объясняются именно тем, что предпочка редуцирована и потому ее проток возникает с запозданием.

Вольфовы и мюллеровы протоки открываются в клоаку независимо друг от друга, отдельными отверстиями. При этом правый и левый вольфовы протоки имеют каждый свое отверстие, тогда как правый и левый мюллеровы протоки у зародышей высших позвоночных недалеко от места впадения в клоаку сливаются в один непарный канал, который и открывается в клоаку соответственно одним непарным отверстием. Поскольку мюллеров канал лишен связи с почечными канальцами, он начинается на переднем своем конце слепым расширением.

Вторичная, или окончательная, почка начинает формироваться у зародыша человека из материала метанефрогенных тяжей, представляющих собой несегментированную массу нефротомов нескольких каудальных сегментов туловища. В этой массе так называемой «метанефрогенной ткани» (представляющей на деле не ткань, а малодифференцированный зачатковый клеточный материал) дифференцируются почечные канальцы первоначально в виде плотных тяжей, в которых позднее появляется просвет. Расширенные слепые концы канальцев вступают в контакт с растущими в метанефрогенные тяжи разветвлениями почечных артерий, и так возникают мальпигиевы тельца. Противоположные концы канальцев вступают в сообщение с выростами почечной лоханки, которая образуется следующим образом.

От обоих вольфовых протоков недалеко от места их впадения в клоаку возникает по одному слепому выросту, которые растут в направлении к зачаткам вторичных почек и вырастают в них. Эти выросты становятся мочеточниками, а их расширенные концы, вросшие в метанефрогенный зачаток, становятся лоханками. Дифференцировка почечных канальцев из «метанефрогенной ткани» идет в направлении от участков ближайших к лоханкам к поверхностным слоям метанефрогенных зачатков. В самых поверхностных слоях даже долгое время после рождения остается малодифференцированный метанефрогенный клеточный материал, из которого продолжают дифференцироваться новые мочевые канальцы.

Первичные почки (вольфовы тела) у зародыша ко второму месяцу развития становятся весьма объемистыми образованиями и, выпячивая целомическую стенку, сильно вдаются во вторичную полость тела. На

медиальных сторонах вольфовых тел возникают зачатки гонад в виде валиков овальной формы (рис. 103), называемых половыми складками. Вначале эти зачатки являются индифферентными, т. е. ни по внешней форме, ни на гистологических срезах нельзя отличить яичники от семенников. Первичные половые клетки мигрируют в зачатки гонад из желточного мешка (см. гл. I) и внедряются в целомничный эпителий, покрывающий зачаток гонады (вернее, входящий в состав

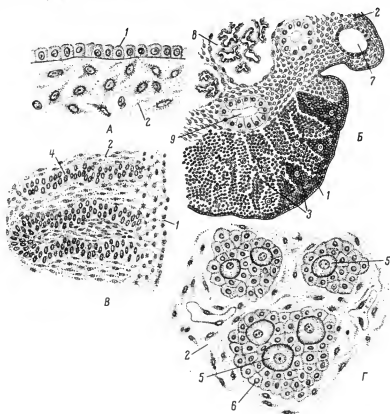


Рис. 103. Развитие гонад (частично из Паттена).

А — зачатковый эпителий и прилежащая мезенхима раннего зачатка гонады; Б — индифферентный зачаток гонады 6-недельного зародыша человека; В — формирование эпителиальных тяжей (зачатков извитых семенных канальцев) в зачатке семенника; Г — яйцеклеточные шары в зачатке яичника. 1 — зачатковый эпителий; 2 — мезенхима; 3 — погружные разрастания зачаткового эпителия; 4 — эпителиальные тяжи — зачатки извитых семенных канальцев; 5 — овогонии; 6 — фолликулярные клетки; 7 — проток первичной почки; 8 — мальпигиевы тельца первичной почки; 9 — первичнпочечные канальцы.

этого зачатка) и именуемый зачатковым эпителием. Размножаясь в составе зачаткового эпителия, первичные половые клетки становятся мельче и делаются неотличимыми от его клеток. Зачатковый эпителий врастает тяжами в подлежащую мезенхиму (погружной рост), причем в составе этих тяжей содержатся как потомки первичных половых клеток, так и клетки целомнического происхождения. Позднее (конец 2-го месяца внутриутробного развития) начинается гистологически выраженная половая дифференцировка зачатков гонад. В случае зародыша мужского пола эпителиальные тяжи, сильно удлиняясь и извиваясь,

превращаются в извитые семенные каналы. Половые элементы в них становятся сперматогониями, а клетки целомического происхождения образуют сертолиевы синцитии. В случае зародыша женского пола участки эпителиальных тяжей в глубоких частях гонады (будущем мозговом веществе яичника) редуцируются, а в периферических частях (корковом веществе) разбиваются растущей в них мезенхимой на кучки клеток — яйценосные шары. В каждом яйценосном шаре содержится по несколько потомков первичных половых клеток, ставших теперь оогониями, и много клеток целомического происхождения, становящихся фолликулярными клетками. Растущая мезенхима подразделяет яйценосные шары на более мелкие образования — примордиальные фолликулы, содержащие по одному оогонию, окруженному одним слоем уплотненных фолликулярных клеток. Часть целомических клеток рассеивается в мезенхиме и принимает участие вместе с ее клетками в формировании соединительнотканной стромы коркового вещества яичника и соединительнотканых слоев фолликулов (*theca folliculi*) (В. П. Михайлов).

Параллельно с половой дифференцировкой гонад и остальные части закладки мочеполовой системы начинают развиваться в разных направлениях у зародышей мужского и женского пола.

К концу второго месяца внутриутробного развития человека индифференцированная закладка мочеполовой системы имеет следующее строение (рис. 104, А). Наиболее краниальное положение среди всех других органов мочеполовой системы занимает вторичная почка. Это объясняется тем, что в процессе роста зародыша увеличиваются как размеры задней части туловища в целом, так и размеры вторичной почки, тогда как первичная почка, прекращая расти и будучи прикреплена к брюшине паховой области, делается относительно меньше и остается на прежнем (ставшем относительно меньшим) расстоянии от заднего конца тела. Поэтому если первоначально вторичная почка находилась каудальнее первичной почки и была меньше ее по размерам, то теперь наблюдаются противоположные отношения: первичная почка оказывается каудальнее вторичной и все в большей мере отстает от нее в росте. С медиальных сторон к вольфовым телам прилегают гонады, в которых микроскопически уже можно определить пол. От вольфовых тел идут вольфовы каналы, а рядом с ними — мюллеровы каналы; все они направляются к заднему концу зародыша.

К этому времени клоака перегораживается на два отдела («этажа») — дорсальный и вентральный — фронтальной перегородкой, растущей в ее просвет со стороны боковых стенок. Дорсальный отдел отходит к кишке и становится ее ректальным отделом. Вентральный отдел отходит к мочеполовой системе и получает название мочеполового синуса. Именно в этот вентральный отдел бывшей клоаки, в мочеполовой синус, и открываются вольфовы каналы (правый и левый отдельно, парой отверстий) и мюллеровы каналы (одним общим отверстием). От вентральной стенки мочеполового синуса отходит аллантоис, проксимальная (т. е. ближайшая к мочеполовому синусу) часть которого позднее становится мочевым пузырем. Дистальная часть аллантоиса, так называемый урахус, позднее редуцируется, а соединительнотканная часть его становится пупочнопузырной связкой (*ligamentum vesicoumbilicale*). От каудальных участков вольфовых протоков отходят к вторичным почкам мочеточники. При утолщении стенки мочеполового синуса эти каудальные отделы вольфовых протоков растут в стенку мочеполового синуса, в результате чего мочеточники оказываются впадающими сюда же независимо от вольфовых протоков. Далее в силу неравномерного

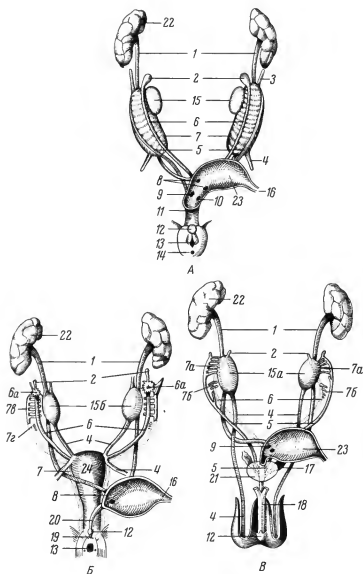


Рис. 104. Индифферентная закладка мочеполовой системы и ее дальнейшее развитие у зародышей женского и мужского пола (по Корнингу, из А. А. Заварзина).

А — индифферентная закладка; Б — ее дальнейшее развитие у зародыша женского пола; В — развитие закладки мочеполовой системы у зародыша мужского пола. 1 — мочеточник; 2 — расширенный конец мюллерова протока (А) и стелбчатая гилантида (Б, В); 3 и 4 — связки вольфова тела и половой железы; 5 — вольфовы протоки; 6 — мюллеровы протоки; 6а — воронки яйцеводов; 7 — вольфовы тела; 7а — epididymis; 7б — paradidymis; 7с — eroorphogon; 7д — paraorphogon; 8 — отверстие мочеточника; 9 — отверстия мюллеровых протоков (А), uterus masculinus (В); 10 — отверстия вольфовых протоков; 11 — мочеполовой слух; 12 — половой буторок, головка полового члена; 13 — половая щель (А); vestibulum vaginae (Б); 14 — эпиз; 15 — гонада (индифферентная закладка); 15а — семенник; 15б — яичник; 16 — везикула seminalis; 18 — пещеристые тела; 19 — отверстие женского мочеиспускательного канала; 20 — мочеиспускательный канал; 21 — предстательная железа; 22 — вторичная почка; 23 — мочевой пузырь; 24 — матка.

роста отдельных участков стенки мочеполювого синуса отверстия мочеточников все более отодвигаются от отверстий вольфовых и мюллеровых каналов и в конце концов оказываются открывающимися в ту часть аллантоидального выпячивания мочеполювого синуса, которая становится мочевым пузырем.

При развитии зародыша женского пола вольфово тело и вольфов канал редуцируются. От канальцев вольфова тела остаются лишь рудиментарные ероорхогон (остаток краниального конца первичной почки, см. рис. 104, Б, 7а) и рагаоорхогон (остаток каудального конца, см. рис. 104, Б, 7з). Напротив, мюллеровы каналы развиваются прогрессивно и принимают участие в образовании женских половых путей. Парные их отделы становятся яйцеводами (маточными, или фаллопиевыми, трубами). На переднем конце формируются воронки, которые, однако, не являются гомологами воронок канальцев предпочки. Концевые ампулы мюллеровых каналов нависают над воронками в виде рудиментарных образований — стебельчатых гидатид. Непарный отдел мюллеровых каналов дает начало в более краниальной своей части эпителию матки, а в каудальной части — эпителию влагалища.

На несколько более поздних стадиях развития мезодермальный по своему происхождению мюллеровский (однослойный призматический) эпителий влагалища замещается эпителием эктодермального происхождения, врастающим сюда из мочеполювого синуса и каудальных концов вольфовых протоков.

При развитии зародыша мужского пола имеют место обратные отношения: редуцируются мюллеровы каналы, тогда как вольфовы тела и вольфовы каналы преобразуются в семявыносящие пути. Между передними канальцами вольфова тела и извитыми семенными канальцами устанавливается связь посредством особых гофмановских канальцев, образующих в средостении семенника rete testis и tubuli recti. Таким образом, бывшие до этого слепо замкнутыми извитые канальцы семенника получают сообщение с канальцами первичной почки и через них — с вольфовым протоком и мочеполювым синусом. Передние 10—20 канальцев вольфова тела, вступающие в сообщение с семенными канальцами, становятся ductuli efferentes testis и образуют головку придатка семенника. Остальные канальцы вольфова тела редуцируются, и от них сохраняется лишь незначительная часть в виде ductus aberrantes и слепых канальцев — paraididymis в области придатка. Вольфов канал превращается в ductus epididymidis, семявыводящий проток (ductus deferens) и в семяизвергающий проток (ductus ejaculatorius).

От мюллеровых каналов остаются лишь рудиментарные остатки: морганьева гидатида (остаток краниального отдела) и иногда «мужская матка» (sinus prostaticus, или uterus masculinus) — остаток каудальных сросшихся отделов, открывающийся в простатическую часть мочеиспускательного канала.

Фронтальная перегородка, разделяющая клоаку на прямую кишку и мочеполювой синус (рис. 105), достигает в каудальном направлении до клоачной перепонки и подразделяет ее на вентральную урогенитальную и дорсальную анальную части (или пластинки). Место сращения этой уроректальной перегородки с клоачной перепонкой образует зачаток промежности. Анальная перепонка прорывается, и на ее месте образуется заднепроходное отверстие. Урогенитальная пластинка прорывается в своей дорсальной части, возникает первичное мочеполювое отверстие. Еще до ее прорыва вокруг нее вследствие разрастания подлежащей мезенхимы возникает половой бугорок и кольцевидно окружающий его половой валик. Нижняя часть полового бугорка и непро-

рвавшаяся часть уrogenитальной пластинки разделяются бороздой на правую и левую половые складки, между которыми и открывается первичное мочеполовое отверстие.

Такая вначале индифферентная закладка наружных половых частей начиная с 4-го месяца дифференцируется в зависимости от пола

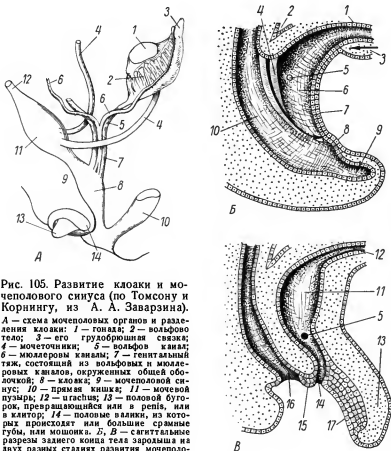


Рис. 105. Развитие клоаки и мочеполового синуса (по Томсону и Корнингу, из А. А. Заварзина).

А — схема мочеполовых органов и разделения клоаки: 1 — гонада; 2 — вольфово тело; 3 — его грудобрюшная связка; 4 — мочеточники; 5 — вольфов канал; 6 — мюллеров канал; 7 — генитальный тяж, состоящий из вольфовых и мюллеровых каналов, окруженных общей оболочкой; 8 — клоака; 9 — мочеполовый синус; 10 — прямая кишка; 11 — мочевого пузыря; 12 — игасиус; 13 — половой бугорок, превращающийся или в penis, или в клитор; 14 — половые валики, из которых происходят или большие срамные губы, или мошонка. Б, В — сагиттальные разрезы заднего конца тела зародыша на двух разных стадиях развития мочеполового синуса:

1 — алантоис; 2 — вторичная полость тела; 3 — мезенхима, врастающая между эктодермой и энтодермой клоачной перепонки; 4 — перегородка (septum urorectale), начинающая разделять клоаку на мочеполовый синус и прямую кишку; 5 — отверстие вольфов протока; 6 — общая закладка мочевого пузыря и мочеполового синуса; 7 — клоачная перепонка; 8 — место, где впоследствии прорывается клоачная перепонка и образуется заднепроходное отверстие; 9 — хвостовая кишка; 10 — прямая кишка; 11 — мочевого пузыря; 12 — игасиус; 13 — половой бугорок; 14 — отверстие мочеполового синуса; 15 — закладка промежности; 16 — заднепроходное отверстие; 17 — разрастание эпителия на нижней поверхности полового бугорка (так называемая мочеиспускательная пластинка).

в разных направлениях (рис. 106). Половой бугорок образует либо клитор, либо головку полового члена; половые складки либо превращаются в малые половые губы (нифмы), либо, срастаясь, образуют стенки мужского мочеиспускательного канала. Половые валики дают начало либо большим половым губам, либо, срастаясь, входят в состав кожной части мошонки. В последнем случае в мошонку через паховый канал впадают выпячивания брюшной полости и брюшины и опускаются из брюшной полости семенники (descensus testicularum) в силу того, что

их паховая связка перестает расти в длину и при быстром росте плода относительно делается все более короткой, как бы подтягивая семенники к наиболее каудальному отделу брюшной полости.

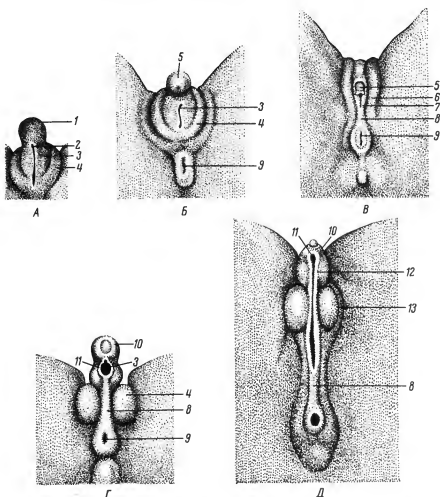


Рис. 106. Развитие наружных половых органов (по Кейбелю, Сценес и Боннэ, из Бенига).

А — стадия индифферентной закладки наружных половых органов (пол внешне неразличим); Б, В — две последовательные стадии развития наружных половых органов у зародышей женского пола 5 мм (Б) и 6,5 мм (В) длины; Г, Д — две последовательные стадии развития наружных половых органов у зародышей мужского пола 4,9 мм (Г) и 5,3 мм (Д) длины. 1 — половой бугорок; 2 — уретральная бороздка; 3 — половые складки; 4 — половой валик; 5 — клитор; 6 — большие половые губы; 7 — малые половые губы; 8 — raphe perinei; 9 — anus; 10 — glans penis; 11 — orificium urethrae externum; 12 — срастающиеся в мочеиспускательный канал половые складки; 13 — половой валик, формирование из него мошонки.

РАЗВИТИЕ СОСУДИСТОЙ СИСТЕМЫ И КРОВООБРАЩЕНИЯ У ЗАРОДЫША И ПЛОДА

Сосудистая система (как кровеносная, так и лимфатическая) является одним из характернейших производных мезенхимы. По мнению большинства гистологов и эмбриологов, это относится, в частности, и к эндотелиальной выстилке сосудов. Таким образом, полость сосуди-

стого русла есть участок или производное первичной полости тела, или полости дробления.

Однако наряду с этим существует предположение, что сосудистая система филогенетически возникла как система сильно разветвившихся выростов вторичной полости тела, или целома. Соответственно эндотелиальная выстилка сосудов рассматривается как видоизменившийся в филогенезе целомический эпителий (Гаусмани, 1928, Н. Г. Хлопин, 1946). Возникновение сосудистого эндотелия из мезенхимы в эмбриогенезе, согласно этой точке зрения, является лишь кажущимся; в действительности же эндотелий сосудов берет начало из особого сосудистого зачатка — ангиобласта, клетки которого примешиваются к мезенхиме. Этот вопрос продолжает оставаться спорным и нуждается в дальнейшем экспериментальном выяснении.

Первые сосуды у зародышей высших позвоночных появляются в мезенхиме внезародышевых частей — желточного мешка, а, в частности, у высших приматов и человека — также хориона. В мезенхимном слое стенки желточного мешка и хориона сосуды возникают в форме плотных клеточных кучек — кровяных островков, сливающихся далее в сеть, причем периферические клетки перекладин этой сети, уплощаясь, дают начало эндотелию, а глубжележащие, округляясь, кровяным клеткам. В теле же зародыша сосуды развиваются в форме трубок, не содержащих кровяных клеток. Лишь позднее, после установления связи сосудов тела зародыша с сосудами желточного мешка, с началом бияния сердца и возникновения кровотока, кровь попадает из сосудов желточного мешка в сосуды зародыша. Эритроциты, образующиеся в первом кроветворном органе зародыша — желточном мешке (первичные эритроциты), — содержат ядро и имеют сравнительно крупные размеры.

Сосуды желточного мешка образуют так называемый желточный круг кровообращения. У многих млекопитающих он не только связывает желточный мешок с сосудами самого зародыша, но на ранних стадиях развития играет большую роль в установлении связи зародыша с материнским организмом, так как сосуды желточного мешка вплотную прилегают к трофобласту и участвуют в газообмене между кровью матери и кровью зародыша. Лишь позднее эта функция переходит к пупочному (аллантаидальному) кругу кровообращения. В связи с еще большей редукцией желточного мешка у человека по сравнению не только с рептилиями и птицами, но и с большинством млекопитающих желточный круг кровообращения у зародыша человека несколько запаздывает в своем развитии сравнительно с плацентарным (аллантаидальным, или пупочным) кругом кровообращения. Желточный круг кровообращения не участвует в газообмене между кровью матери и кровью зародыша, с самого начала (с конца третьей недели развития) обеспечиваемом сосудами пупочного (плацентарного) круга кровообращения. Соответственно этому и кроветворение, в отличие от птиц и большинства млекопитающих, успевает раньше начаться в соединительной ткани хориона, чем в стенке желточного мешка.

Раньше других сосудов в теле зародыша образуются сердце, аорта и крупные, так называемые кардинальные вены (см. рис. 81, 107). Сердце закладывается первоначально в виде двух полых трубок, состоящих только из эндотелия и располагающихся в шейной области зародыша между энтодермой и висцеральными листками правого и левого спланхнотомов. Зародыш в это время (в начале третьей недели развития) имеет вид зародышевого щитка, т. е. как бы распластан над желточным мешком, и его кишка еще не обособилась от желточного мешка, а представляет собой крышу последнего. По мере обособления тела зародыша от внезародышевых частей, образования вентральной

стороны тела и формирования кишечной трубки парные закладки сердца сближаются друг с другом, смещаются в медиальное положение под передней частью кишечной трубки и сливаются. Таким образом, закладка сердца становится непарной, приобретая форму простой эндотелиальной трубки. Участки сплайхнотомов, прилегающие к эндотелиальной закладке сердца, несколько утолщаются и превращаются в так называемые миоэпикардимальные пластинки. Позднее за счет миоэпикардимальных пластинок дифференцируются как волокна сердечной мышцы (миокард), так и эпикард. В дальнейшем примитивное трубчатое сердце зародыша, напоминающее трубчатое сердце взрослого ланцетника, претерпевает сложные изменения формы, строения и расположения (рис. 107).

Задний расширенный отдел трубчатого сердца (венозный синус) принимает в себя венозные сосуды, передний суженный конец продолжается в артериальный проток (*truncus arteriosus*), дающий начало главным артериальным сосудам (аортам). Задний венозный и передний артериальный отделы сердечной трубки вскоре отделяются друг от друга поперечной перегородкой. Суженный в этом месте просвет сердечной трубки представляет собой ушковый канал (*canalis auricularis*). Сердце делается двухкамерным (наподобие сердца взрослых круглоротых и рыб).

Вследствие усиленного роста в длину, опережающего рост окружающих частей зародыша, сердце образует несколько изгибов. Венозный отдел смещается краниально и охватывает с боков артериальный конус, а сильно разрастающийся артериальный отдел смещается при этом каудально. Каудальный расширенный отдел представляет собой зачаток обоих желудочков, ушковый канал соответствует атриовентрикулярным отверстиям. Краниальный венозный отдел, охватывающий артериальный конус, является зачатком предсердий. Затем благодаря образованию сагиттальных перегородок сердце из двухкамерного становится четырехкамерным, как это характерно для всех взрослых высших позвоночных. Ушковый канал разделяется на правое и левое атриовентрикулярные отверстия. В первоначально сплошной перегородке предсердий появляется большое отверстие — овальное окно (*foramen ovale*), через которое кровь из правого предсердия переходит в левое. Обратному току крови препятствует образующийся из нижнего края овального окна клапан, запирающий это отверстие со стороны левого предсердия. В перегородке желудочков на вентральной стороне около ушкового канала долго сохраняется отверстие (*foramen Panizzae*), которое у рептилий существует в течение всей жизни.

Артериальный проток подразделяется перегородкой на аорту, выходящую из левого желудочка, и легочную артерию, выходящую из правого. Клапаны возникают как складки эндокарда.

Сердце начинает функционировать чрезвычайно рано, еще тогда, когда оно находится в области шеи зародыша (на четвертой неделе внутриутробного развития). Позже параллельно с описанными процессами его формирования оно смещается из шейной области вниз в грудную полость, сохраняя, однако, симпатическую иннервацию от верхнего шейного ганглия пограничного ствола. В то же время общая вторичная полость тела зародыша разделяется диафрагмой на грудную и брюшинную, а грудная подразделяется в свою очередь на перикардимальный и плевральный отделы.

Еще когда сердце имеет форму эндотелиальной трубки, передний конец его (артериальный проток) дает начало двум крупным сосудам — дугам аорты, которые, огибая с боков переднюю кишку, переходят

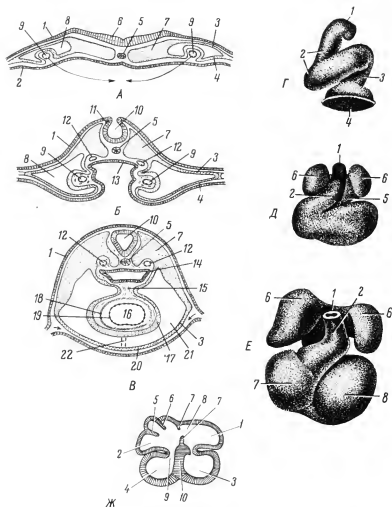


Рис. 107. Развитие сердца [по Штралю, Гису и Борну, из А. А. Заварзина].

А — В — поперечные разрезы зародышей на трех последовательных стадиях формирования трубчатой закладки сердца; А — две парные закладки сердца; В — их сближение; В — их слияние в одну непарную закладку: 1 — эктодерма; 2 — энтодерма; 3 — париетальный листок мезодермы; 4 — висцеральный листок; 5 — хорда; 6 — первая пластинка; 7 — сомит; 8 — вторичная полость тела; 9 — энотелальная закладка сердца (парная); 10 — нервные трубки; 11 — ганглиозные (нервные) валлики; 12 — нисходящая аорта (парная); 13 — образующаяся головная кишка; 14 — головная кишка; 15 — спинная сердечная брыжейка; 16 — полость сердца; 17 — эпикард; 18 — миокард; 19 — эндокард; 20 — околосердечная сумка; 21 — перикардальная полость; 22 — редуцирующаяся брюшная сердечная брыжейка. Г — Е — три стадии развития наружной формы сердца: 1 — артериальный проток (конус); 2 — колено артериального отдела; 3 — венозный отдел; 4 — венозный синус; 5 — ушной канал; 6 — уши сердца; 7 — правый желудочек; 8 — левый желудочек. Ж — разрез сердца зародыша на стадии формирования перегородок: 1 — левое предсердие; 2 — правое предсердие; 3 — левый желудочек; 4 — правый желудочек; 5, 6 — *valvula venosa*; 7 — перегородка предсердий; 8 — овальное отверстие; 9 — атриовентрикулярное отверстие; 10 — перегородка желудочков.

дят на дорсальную сторону тела и здесь в виде двух спинных аорт, правой и левой, в промежутке между кишкой и хордой, направляются к заднему концу тела зародыша. Несколько позднее обе парные аорты сливаются в одну непарную (возникая сначала в средней части тела зародыша, это слияние затем постепенно распространяется вперед и назад). Задние концы спинных аорт непосредственно продолжают в пупочные артерии, которые вступают в амниотическую ножку и разветвляются в ворсинках хориона. От каждой из пупочных артерий отходит по веточке к желточному мешку — это желточные артерии, которые разветвляются в стенке желточного мешка, образуя здесь капиллярную сеть. Из этой капиллярной сети кровь собирается по венам стенки желточного мешка, которые объединяются в две желточные вены, впадающие в венозный синус сердца. Сюда же впадают и две пупочные вены, которые несут в тело зародыша кровь, обогащенную кислородом и питательными веществами, воспринятыми ворсинками хориона из крови матери. Позднее обе пупочные вены в их внезародышевой части сливаются в один ствол. Существенно, что как желточные, так и пупочные вены перед своим впадением в венозный синус проходят через печень, где, разветвляясь, образуют воротную систему (подобно тому, как позднее, с переходом трофической функции к кишечнику, воротная система печени образуется за счет венозных сосудов этого последнего). Эта кровь смешивается в венозном синусе сердца с кровью, приносимой впадающими сюда кардинальными венами (передними, или яремными, и задними), которые собирают отработанную венозную кровь из мелких вен всего тела зародыша. Таким образом, из сердца в аорту и далее в артериальную сеть тела зародыша, образуемую ответвлениями аорты, поступает не чистая артериальная, а смешанная кровь, подобно тому как это имеет место у взрослых низших позвоночных. Эта же смешанная кровь поступает из аорты в пупочные артерии и идет в сосуды ворсинок хориона, где переходит в капилляры и, отдавая через толщу трофобласта углекислый газ и другие отходы обмена веществ в материнскую кровь, обогащается здесь кислородом и питательными веществами. Такая, ставшая артериальной кровь возвращается в тело зародыша по пупочной вене. Эта сравнительно простая кровеносная система зародыша впоследствии подвергается сложнейшим перестройкам.

Особенно характерны перестройки в области жаберных дуг аорты (рис. 108). По мере развития жаберных дуг, отделяющих следующие друг за другом жаберные щели, в каждой из них образуется артериальный ствол, так называемая жаберная аортальная дуга, соединяющая брюшную и спинную стволы аорты. Таких дуг, считая с возникающей ранее других первой парой, образуется всего 6 пар. У низших позвоночных (рыбы, личинки амфибий) именно от них берут начало сосуды, разветвляющиеся в жабрах и обеспечивающие газообмен между кровью и водой. У зародышей высших позвоночных, в том числе человека, закладываются эти же шесть пар жаберных аортальных дуг, унаследованные от древних рыбообразных предков. Однако в связи с отсутствием у высших позвоночных (на всех стадиях их развития) жаберного дыхания жаберные дуги аорты частично редуцируются, частично используются при образовании дефинитивных сосудов. В частности, у зародышей млекопитающих и человека первые две пары жаберных дуг полностью редуцируются; передние же концы вентральных стволов аорты, продолжаясь в голову, становятся наружными сонными артериями. Третья пара жаберных дуг и передний конец спинной аорты, утрачивающий связь с задним ее отделом, становятся внутренними сонными артериями. Четвертая пара аортальных дуг развивается несимметрично: левая

(у птиц правая) становится дефинитивной дугой аорты и, переходя на дорсальную сторону, продолжается в спинную аорту. Правая четвертая дуга превращается в безымянную артерию и правую подключичную артерию, и от нее отходит правая общая сонная артерия. Левая сонная артерия, являясь, как и правая, частью вентрального столба аорты, начинается от дефинитивной дуги ее. Пятая пара жаберных дуг аорты полностью редуцируется, а шестая частично дает начало легочным артериям. При этом правая шестая дуга почти полностью исчезает, а левая становится боталловым протоком, существующим у зародыша только

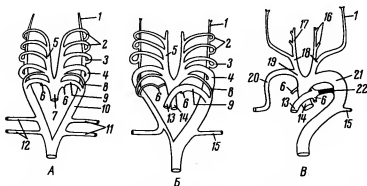


Рис. 108. Перестройка артериальных жаберных дуг (три последовательные стадии превращений) (по Броману, из А. А. Зававарзина).

1 — внутренние сонные артерии; 2 — первая и вторая левые дуги аорты; 3 — третья левая дуга; 4 — четвертая левая дуга; 5 — правая восходящая аорта; 6 — правая и левая ветви легочной артерии; 7 — *truncus arteriosus*; 8 — пятая левая дуга; 9 — шестая левая дуга; 10 — левая нисходящая аорта; 11 и 12 — левые и правые соматические сегментальные артерии; 13 — легочная артерия; 14 — начальный отдел дуги аорты; 15 — левая подключичная артерия; 16 — ветви левой наружной сонной артерии; 17 — правая наружная сонная артерия; 18 — общие стволы сонных артерий; 19 — безымянная артерия; 20 — правая подключичная артерия; 21 — дуга аорты; 22 — боталлов проток.

до перехода к легочному дыханию и отводящим кровь из легочной артерии в спинную аорту. Раздвоенный задний конец последней представлен начальными частями пупочных артерий, которые становятся в сформированном организме общими подвздошными артериями и от которых отходят артериальные стволы задних (у человека нижних) конечностей.

Передние (яремные) и задние кардинальные вены зародыша, подходя к венозному синусу сердца, сливаются в общие венозные стволы — ювьеровы протоки, которые, направляясь вначале поперечно, впадают в венозный синус. Такое строение венозной системы у рыб сохраняется в течение всей жизни. У млекопитающих и человека в связи с редукцией ряда органов (вольфовы тела и др.), обслуживаемых кардинальными венами, эти последние на более поздних стадиях развития утрачивают свое значение (рис. 109). Благодаря смещению сердца из шейной области в грудную ювьеровы протоки приобретают косое направление.

После разделения венозной части сердца на правое и левое предсердия кровь из ювьеровых протоков начинает попадать только в правое предсердие. Между правым и левым ювьеровыми протоками возникает анастомоз, по которому кровь из головы течет преимущественно в правый ювьеров проток. Левый постепенно перестает функ-

ционировать и редуцируется, его остаток (принимаяющий в себя вены сердца) становится венозным синусом сердца. Правый кювьеров проток становится верхней полую веной. Нижняя полая вена в нижнем отделе развивается из каудального конца правой кардинальной вены, а в краиниальном своем отделе новообразуется в виде с самого начала непарного ствола. Левая кардинальная вена в результате появления нижней

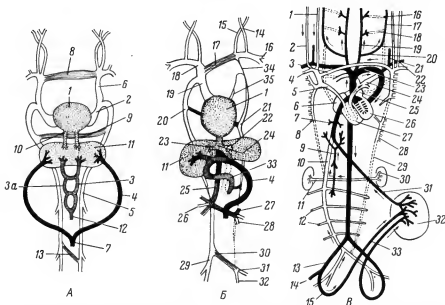


Рис. 109. Развитие венозной системы и схема плацентарного кровообращения зародыша человека (по Юнгу, Робинзону и Корнингу, из А. А. Заварзина).

А, Б — две стадии развития венозной системы: 1 — правое предсердие; 2 — левый кювьеров проток; 3 — левая желточная вена; 3а — правая желточная вена; 4 — левая пупочная вена; 5 — левая нижняя кардинальная вена; 6 — левая верхняя кардинальная вена; 7 — непарная пупочная вена; 8 — анастомоз между яремными венами; 9 — то же между кардинальными венами; 10 — выносящие печеночные вены; 11 — печень; 12 — желточная вена; 13 — нижний анастомоз между кардинальными венами; 14 — левая наружная яремная вена; 15 — левая внутренняя яремная вена; 16 — левая подключичная вена; 17 — левая безымянная вена; 18 — правая безымянная вена; 19 — верхняя полая вена; 20 — v. zygos; 21 — v. hemizygos; 22 и 23 — левая и правая печеночные вены; 24 — вносящий проток; 25 — нижняя полая вена; 26 — правая почечная вена; 27 — левая почечная вена; 28 — левая подключичная вена; 29 и 30 — правая и левая общие подлопаточные вены; 31 — правая наружная подлопаточная вена; 32 — левая подкрычная вена; 33 — воротная вена; 34 — добавочная полунепарная вена; 35 — венечная вена. В — схема плацентарного кровообращения человеческого плода. Направления кровотока показаны стрелками: 1 — внутренняя яремная вена; 2 — наружная яремная вена; 3 — безымянная вена; 4 — правая подключичная вена; 5 — верхняя полая вена; 6 — правое предсердие; 7 — печеночные вены; 8 — непарная вена; 9 — воротная вена; 10 — нижняя полая вена; 11 — правая почечная вена; 12 — поясничные вены; 13 — а. iliacs communis; 14 — а. iliacs externa; 15 — а. hypogastrics; 16 — I дуга аорты; 17 — внутренняя сонная артерия; 18 — II дуга аорты; 19 — наружная сонная артерия; 20 — II дуга аорты; 21 — позвоночная артерия; 22 — левая подключичная артерия; 23 — IV дуга аорты; 24 — артериальный (боталлов) проток; 25 — легочная артерия; 26 — левый желудочек; 27 — правый желудочек; 28 — полунепарная вена; 29 — левая кардинальная вена; 30 — левая почечная вена; 31 — пупочная вена; 32 — плацента; 33 — пупочная артерия.

полую вены, в которую теперь направляется кровь, оттекающая от туловища и нижних конечностей, и редукции левого кювьерова протока теряет свое значение и редуцируется.

Благодаря наличию боталлова протока значительная часть крови, поступающей из правого желудочка в легочную артерию, переходит в дугу аорты и лишь очень небольшая часть попадает в легкие. Будущий малый круг кровообращения развит крайне слабо и обслуживает лишь питание и снабжение кислородом легочной паренхимы.

В момент перевязки пупочных сосудов при рождении резко понижается давление в правом предсердии, так как туда попадает теперь значительно меньше крови. Первый вдох вызывает сильное расширение объема легких, и в их сосуды устремляется вся кровь из легочной артерии, а боталлов проток запустевает и быстро редуцируется, становясь тяжом фиброзной тканью. Возвращаясь из легких, кровь вливается в левое предсердие, давление в котором резко повышается. Так как в правом предсердии давление, как сказано, понизилось, клапан овального окна, расположенный со стороны левого предсердия, захлопывается, и овальное окно зарастает. Сердце начинает функционировать как четырехкамерное, нагнетая кровь в малый (легочный) и большой круги кровообращения.

Лимфатическая система возникает (начиная с 6-й недели внутриутробного развития) как производное венозной системы. У зародышей 10 мм длиной образуются (за счет некоторых обособляющихся и слепо замыкающихся сосудов первичного сосудистого сплетения на шейных уровнях передних кардинальных вен) парные (левый и правый) яремные лимфатические мешки. Эти мешки к концу 7-й недели (зародыши 12—14 мм) вновь вступают в связь с венозной системой, открываясь в передние кардинальные вены. Соединяясь с подобными же лимфатическими мешками, возникающими в других областях тела (подключичные в подмышечной области, цистерна в поясничной области, зачатки грудного протока и т. д.), яремные лимфатические мешки принимают участие в образовании первичной, еще слабо разветвленной лимфатической системы зародыша. Мелкие лимфатические сосуды возникают за ее счет путем постепенного разрастания на периферию эндотелиальных отростков этой системы, вначале сплошных, а затем становящихся полыми. Лимфатические узлы возникают лишь к концу внутриутробного периода в результате местного разрыхления эндотелия лимфатических сосудов (синусы лимфатических узлов), прорастающего ретикулярной соединительной тканью с очагами лимфоидного кроветворения (вторичные узелки и мякотные шишурки). Однако основная масса лимфатических узлов возникает лишь в постнатальный период развития, достигая полного числа лишь к наступлению половой зрелости. Таким образом, лимфопоз, будучи у зародышей и плодов диффузным, лишь постепенно и сравнительно поздно, притом не полностью, концентрируется преимущественно в специальных лимфопозитических органах — лимфатических узлах.

ПРИЧИННЫЕ ФАКТОРЫ РАЗВИТИЯ

(элементы экспериментальной эмбриологии)

Описательная эмбриология, которая строит свои выводы на наблюдении нормального процесса развития организма и на сравнении процессов развития у разных животных, способна главным образом ответить на вопрос, как происходит развитие и чем его ход отличается от хода развития у других видов организмов. Однако описательная эмбриология в ряде случаев способна дать ответ и на вопрос о причинах именно такого, а не иного хода развития у тех или других животных. Например, тот факт, что у животных с прямым развитием яйцеклетка бывает более богата желтком, чем у родственных этим животным форм с непрямым развитием (метаморфозом), заставляет считать, что в данном случае количество желтка в яйце определяется именно типом развития, исторически выработавшимся в филогенезе данных животных. Точно так же тот факт, что яйцеклетки, бедные желтком, претерпевают полное дробление, а очень богатые желтком — частичное, свидетельствует о том, что количество и распределение желтка в яйце является одним из факторов, причинно обуславливающих тип дробления. Подобных примеров можно было бы привести очень много.

Однако, несомненно, более глубокое проникновение в причины и условия, определяющие ход индивидуального развития, возможно только на путях применения экспериментальных методов исследования. При экспериментировании исследователь активно вмешивается в процесс развития путем устранения некоторых из обычно действующих причин и условий или, наоборот, прибавления новых, необычных и прослеживает, какие следствия возникают (или, напротив, устраняются) при новой, необычной комбинации условий развития.

Практика издавна давала человеку доказательства большого значения условий внешней среды для развития организма. Тысячелетия назад человек узнал, например, что для развития птичьего яйца необходима определенная температура, обеспечиваемая насиживанием (или инкубацией). Практика работы инкубаторов показывает, что для развития зародышей необходимы также доступ свежего воздуха, определенная степень его влажности и т. д.

Однако в то же время издавна было ясно, что одни только внешние условия неспособны определить направление и результат развития. Например, при одной и той же температуре, влажности и т. д. из куриного яйца обязательно вылупится цыпленок, а из утиного — утенок. Никакой комбинацией внешних условий нельзя заставить яйцо животного определенного вида развиваться в организм другого вида. Следовательно, направление и результат развития в самом существенном — в появлении видовых особенностей организма — зависят от наследственных свойств, заложенных в исходном материале — в оплодотворенном яйце. Внешние же условия, такие как температура, влажность и т. д., необходимы для того, чтобы могла реализоваться наследственно

определенная последовательность процессов развития. Внешние условия могут ускорять или замедлять развитие, нарушать или искажать его ход, вызывать гибель зародыша или только влиять на индивидуальные особенности данного организма, но они сами по себе не могут переделывать основных видовых, наследственно определенных качеств организма животного или человека.

Но проблема факторов индивидуального развития не сводится к вопросу о том, какими причинами определяется вид организма, развивающегося из данного яйца. Не менее важно установить, чем определяется возникновение отдельных частей зародыша и судьба тех или иных участков материала яйца.

Еще в XVII столетии этот вопрос разрешался по-разному преформистами и эпигенетиками. Преформисты¹ считали, что все части будущего зародыша с самого начала заложены в яйце (овисты) или в сперматозоиде (анималькулисты) в уменьшенном, свернутом и прозрачном виде. Следовательно, развитие сводится к росту, разворачиванию («развитию» в буквальном смысле слова, как «развивается» свиток или клубок) частей зародыша и приобретению ими окраски. Ясно, таким образом, что при развитии не появляется нечто новое, а лишь появляется нечто уже имеющееся, преобразованное в оплодотворенном яйце. Следовательно, каждая часть организма определяется исключительно наследственностью, судьба части (при таком понимании развития) не может определяться условиями ее развития и не может быть изменена путем изменения этих условий.

Эпигенетики², напротив, полагали, что развитие есть процесс новообразования чего-то не бывшего ранее, причем новые, разнородные части организма появляются из первоначально однородного материала яйца под влиянием внешних сил и условий. Но если исходный материал однороден, то, следовательно, каждая данная его часть может, в зависимости от условий, дать начало той или другой части организма. Теория эпигенеза предполагает, таким образом, наследственную равноценность участков исходного материала яйца и зависимость судьбы каждого конкретного участка от каких-то условий развития.

В дальнейшем в эмбриологии брали перевес то преформистские, то эпигенетические взгляды.

Ярким примером неопреформизма может служить теория А. Вейсмана, который считал, что при каждом делении дробящегося яйца (и при всех последующих делениях клеток эмбриональных зачатков) наследственные зачатки («детерминанты») распределяются между дочерними клетками неравномерно. Уже при первом делении дробления два blastomera получают неодинаковые наборы «детерминант», и, чем дальше идет развитие, тем все более неполноценные наборы «детерминант» попадают в образующиеся клетки, пока, наконец, не получатся клетки определенных узко специализированных тканей. Свойства этих тканей определяются, по Вейсману, именно попавшим в их клетки набором «детерминант», который при дальнейшем размножении клеток данной ткани уже не меняется (распределяется равнонаследственно). Исходный же полноценный набор «детерминант» сохраняется и преимущественно передается только в клетках полового зачатка, откуда он переходит через половые клетки родителей в организмы следующего поколения.

¹ От *praeformatio* — преобразование.

² От *epi* — над, *genesis* — развитие; эпигенез — развитие, обусловливаемое факторами, стоящими над зародышем.

Эта концепция индивидуального развития, отрицающая появление нового и сводящая развитие к распределению изначально существующего, была опровергнута экспериментами Ру, Дриша и Шпеманна. Было показано, что при полной перетяжке яйца на стадии двух бластомеров можно получить двух полноценно развивающихся зародышей, правда, в соответствии с количеством исходного материала, вдвое мень-

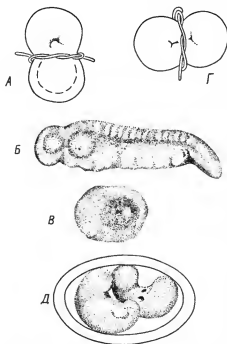


Рис. 110. Результаты экспериментов с перетяжкой дробящегося яйца тритона на стадии 2 бластомеров (по Шпеманну, из Гексли и де Бера).

А — яйцо, перетираемое во фронтальной плоскости так, что одна половина включает материал будущей спинной, другая — материал будущей брюшной стороны зародыша; Б — результат изоляции спинной половины (содержащей материал серого серпа): полный эмбрион; В — результат изоляции брюшной половины (в которой материал серого серпа отсутствует): бластуллоподобный шар клеток, который дальше не развивается; Г — яйцо перетираемое в плоскости билатеральной симметрии так, что каждая из латеральных половин яйца содержит половину материала серого серпа; Д — результат: развитие двух полноценных зародышей половинного размера.

большее, и при условии ее полного отделения от другой половины давала полноценного, гармонично развившегося зародыша половинной величины. Следовательно, и на стадии 16 бластомеров каждый из них содержит полноценный «набор» наследственных задатков. А из этого следует принципиально важный вывод, что судьба отдельных клеток зародыша, т. е. их дифференцировка в клетки определенных, а не каких-либо иных, тканей не зависит непосредственно от содержащихся в этих клетках наследственных задатков («детерминант» Вейсмана, «генов» современных генетиков), а определяется их взаимодействием и условиями развития.

ших размеров против обычного (рис. 110, Г, Д). Это уже говорит против равнонаследственности первого деления дробления. Из первых двух бластомеров один обычно дает одну из половин тела зародыша (например, левую), другой — другую (соответственно правую). Но это направление развития каждого из бластомеров не определено наследственностью, так как при изменении условий развития (полное отделение бластомеров друг от друга) каждый бластомер оказывается способным развиться в целый зародыш. Иначе говоря, правый бластомер обладает наследственными задатками не правой половины тела зародыша, а всей полнотой наследственных свойств организма. Таки-ми же равнонаследственными являются и последующие деления бластомеров. Так, Шпеманн проделал следующий, ставший классическим, опыт (рис. 111): оплодотворенное яйцо тритона еще до дробления перетягивалось волосной петлей пополам, но не до конца; ядро оказывалось в одной из половин яйца, другая оставалась безъядерной. Дробилась только ядросодержащая часть яйца. Когда из нее образовалось 16 бластомеров, Шпеманн ослаблял петлю и пропускал одно из 16 ядер в оставшуюся недоразвившейся безъядерную половину яйца. Получив ядро (равноценное одной шестнадцатой исходного ядра яйца), эта половина начинала дроб-

Но если направление развития данной части яйца или зародыша не определяется непосредственно наследственностью, то оно может определяться только условиями развития. Условия же могут быть внешними по отношению к зародышу или внутренними. Следует иметь в виду, что внутреннее по отношению к зародышу может в то же время быть

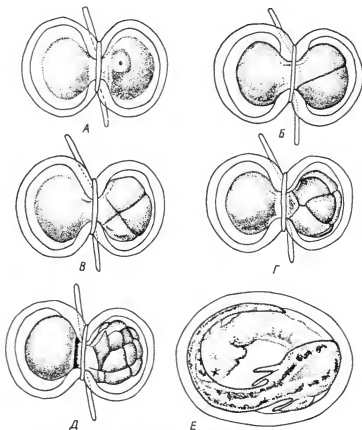


Рис. 111. Опыт Шпеманна, доказывающий равнонаследственность ядерных делений в течение дробления (из Шпеманна).

А — яйцо тритона, перетянутое (но не до конца) пополам волосистой петлей до дробления (ядро сместилось в правую половину); Б, В, Г, Д — дробление правой половины (стадии 2, 4, 8, 16 бластомеров); Е — два нормальных зародыша, образовавшихся в результате пропускания одного из 16 ядер (на стадии 16 бластомеров) в левую, ранее не дробившуюся половину и последующего полного отщепления друг от друга обеих половинок яйца посредством тугого стягивания волосистой петлей.

внешним по отношению к той или иной его части; например, влияние одной части зародыша на другую есть фактор внешний по отношению к этой другой части.

Рассмотрим с этой точки зрения опыт Ру с отделением друг от друга двух первых бластомеров. Если бластомеры не отделять друг от друга, а оставить в их естественном взаимном контакте, то каждый из них явится материалом для образования какой-либо половины зародыша (например, правой или левой). Если же бластомеры отделить, то каждый способен дать целого зародыша. Следовательно, судьба каждо-

го бластомера определяется наличием или отсутствием влияния другого бластомера. Если бластомеры не разъединять, но один из них убить (прижиганием), из оставшегося образуется неполноценный зародыш, точнее — половина зародыша. Иначе говоря, уже из этих простейших опытов с ясностью выступает значение взаимодействия частей организма как одной из движущих сил развития. Каждый из двух бластомеров при нормальном развитии так влияет на другой, что из каждого образуется не целый зародыш, а половина. Очевидно, реально действующими факторами здесь являются контакт и какие-то обменные (гуморальные) взаимовлияния между бластомерами.

Из этого же опыта с разделением бластомеров вытекает и ряд других важных теоретических следствий. Очевидно, что следует отличать способность той или иной части яйца или зародыша давать в результате развития определенные органы и ткани организма от того, что эта часть образует в действительности при определенных, а именно нормальных, типичных условиях. Так, при обычных условиях развития левый бластомер яйца лягушки превращается в левую половину зародыша. То, что дает данная часть при нормальных условиях развития, названо (по предложению Дриша) проспективным значением. Но при изменении условий (например, при разделении бластомеров) тот же левый бластомер дает не только левую, но и правую половину зародыша. Эта более широкая формообразовательная возможность (или «способность») данной части названа (по предложению Дриша) проспективной потенцией. В данном случае, следовательно, проспективная потенция части шире ее проспективного значения. В других случаях проспективная потенция и проспективное значение могут совпадать. Так, например, при разделении бластомеров дробящихся зародышей аскарид, кольчатых червей, моллюсков, асцидий и т. д. каждый бластомер дает лишь ту же часть организма, как и в составе целого зародыша. Следовательно, в данном случае зародыш уже на стадии дробления состоит из клеток, детерминированных в определенных направлениях, и разделение бластомеров не изменяет хода (направления) их развития. Такие яйца, при дроблении которых образуется с самого начала как бы мозанка из детерминированных в разных направлениях бластомеров, получили название мозаичных яиц. Такие же, из которых развиваются зародыши, легко регулирующие (восстанавливающие) целостность при ее нарушении (например, при разделении бластомеров), были названы регулятивными. Правда, между теми и другими существуют переходные формы с разными степенями мозаичности или регулятивности, к тому же способность к регуляции (восстановлению целостности) на разных стадиях развития различна и у некоторых животных может на более поздних стадиях возрастать. Тем не менее термины «мозаичные» и «регулятивные» яйца в основном смысле, как рабочие термины, продолжают применяться в эмбриологии.

Зависимость дальнейшего развития бластомеров (при дроблении яиц «регулятивного» типа) от разделения или неразделения их является примером взаимоотношения частей зародыша, как одного из причинных факторов, определяющих направление развития той или иной части. Наряду с этим существует большое количество доказательств формообразующего влияния внешних условий. Самые первые процессы дифференцировки должны зависеть именно от внешних условий, так как однородные части, взаимодействуя друг с другом, сами по себе не могут вызывать появления разнородных частей. Примерами влияния внешних по отношению к яйцу и зародышу условий, определяющих направ-

ление развития отдельных частей и появление разнородных участков в однородном ранее материале, являются процессы дифференцировки цитоплазмы ооцита в яичнике (рис. 112) и цитоплазмы зиготы при оплодотворении.

Различные участки поверхности ооцита во время его развития в яичнике позвоночных находятся не в равноценных условиях в смысле их контакта с кровеносными сосудами, приносящими кислород и питательные вещества. У позвоночных тот участок цитоплазмы ооцита, который находится ближе всего к снабжающим фолликул кровеносным

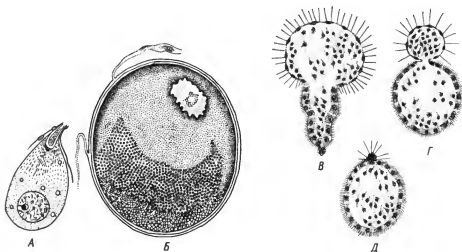


Рис. 112. Детерминирующее действие внешних по отношению к яйцу и зародышу факторов.

А, Б — возникновение анимально-вегетативной дифференцировки в ооцитах, растущих в яичнике, определяющее передне-заднюю ось будущего эмбриона (по Чайлду, из Гексли и де Бера). А — ооцит кольчатого червя *Sterparis*, прикрепленный к стенке яичника при помощи узкой ножки, содержащей канал для сосудов, доставляющих питательные вещества (анимальным становится противоположный конец, омываемый богатой кислородом жидкостью полости яичника); Б — ооцит лягушки (анимальным становится полушарие, прикрепленное ножкой к стенке яичника, откуда из крови сосудов в ооцит передаются кислород и питательные вещества); В, Г, Д — влияние различных концентраций солей лития на дифференцировку зародышевых листков у морского ежа (различная степень подавления развития эктодермы у зародышей) (по Гербсту, из Гексли и де Бера); В — эктодерма и мезодерма развиты одинаково; Г — при увеличенной концентрации солей лития эктодерма недоразвита; Д — при еще большей концентрации эктодерма редуцирована до незначительной кучки клеток на мезодермальном шаре.

сосудам, находится в преимущественном положении в смысле снабжения кислородом. Прилежащие к источнику кровоснабжения части ооцита характеризуются более высоким уровнем обмена веществ. Этот уровень постепенно падает по направлению к противоположному полюсу ооцита, где и откладываются наиболее крупные и многочисленные желточные гранулы. Соответственно ядро в большей или меньшей мере смещается в область наиболее активного обмена. Эта область становится анимальной областью ооцита, противоположная — вегетативной (см. рис. 112, Б). Таким образом, анимально-вегетативная ось яйца определяется внешним по отношению к ооциту фактором — направлением поступления кислорода и питательных веществ. А мы уже видели из предыдущего рассмотрения (гл. II и III), что эта ось приблизительно соответствует передне-задней оси тела зародыша. Следовательно, уже в яичнике определяются (детерминируются) головной и хвостовой кон-

цы тела, хотя нет и помину не только головы и хвоста, но даже и зачатков этих образований.

Из этого примера видно, что под детерминацией в эмбриологии подразумевается процесс определения (закрепления) дальнейшего направления развития той или иной части зародыша (или яйца) под влиянием конкретных материальных факторов (причин, условий).

У животных, у которых ооциты развиваются в составе стенки целома, конец ооцита, противоположный прикрепленному, омывается богатой кислородом полостной жидкостью и становится анимальным полюсом. Прикрепленный конец, в противоположность отношениям, имеющимся у позвоночных, делается вегетативным (см. рис. 112, А). У водоросли *Fucus* можно, экспериментально создавая повышенную концентрацию кислорода в одном из концов сосуда, заставить полюса яйцеклеток, обращенные в эту сторону, стать анимальными.

Фактором, определяющим анимально-вегетативную ось яйца, является во всех этих случаях градиент физиологической активности. Понятие о градиенте было введено в эмбриологию Чайлдом. Градиентом, вообще говоря, называется направление, в котором убывает интенсивность какого-либо процесса или действия какого-либо фактора. Беря грубую аналогию, можно, например, сказать, что в комнате по направлению от жарко натопленной печки к холодному окну существует температурный градиент. В яйце или зародыше речь идет об убывающей интенсивности обменных (окислительно-восстановительных и т. п.) процессов. Такой физиологический градиент одновременно обуславливает и дифференцировку частей яйца, поскольку ставит различные его участки в неравные условия, и интеграцию зародыша. Согласно теории Чайлда, градиентная интеграция предшествовала в филогенезе появлению нервной и эндокринной форм интеграции. Она же раньше всего проявляется и в онтогенезе, превращая яйцо из аморфного, равноценного во всех своих точках материала в целостную систему разнородных участков.

Как вытекает из приведенного в гл. III и IV фактического материала, детерминация билатеральной симметрии (правой и левой, спинной и брюшной сторон тела) также происходит у ланцетника и амфибий под воздействием внешнего по отношению к яйцу фактора, а именно проникновения сперматозоида. Сторона яйца, с которой проник сперматозоид, становится в дальнейшем брюшной стороной зародыша. У осетровых рыб плоскость билатеральной симметрии детерминирована иначе: ею становится плоскость поворота икринки в положение анимальным полюсом вверх из того случайного положения (анимальным полюсом вниз, вбок и т. д.), в котором оказалась икринка при откладке (Т. А. Детлаф и А. С. Гинзбург). Иначе говоря, детерминирующим фактором в данном случае является взаимодействие силы тяготения (определяющей обращение яйца вегетативным полюсом книзу) и анимально-вегетативной дифференцировки цитоплазмы.

В период дробления сложно сочетаются внешние и внутренние факторы детерминации. Дробление оплодотворенного яйца идет лишь в известных пределах температуры окружающей среды, которые у теплокровных животных значительно уже, чем у холоднокровных. Для водных животных имеет большое значение солевой состав среды. При недостатке в воде ионов кальция blastomeres не остаются в связи друг с другом, а легко разъединяются. Впрочем, если вернуть любой из разъединившихся blastomeres (на стадии 2 или 4 клеток) в нормальную морскую воду, то каждый из них может дать целого зародыша. Различные соотношения ионов солей в морской воде изменяют направление

дифференцировки бластомеров у дробящихся зародышей морских ежей, так что в результате прибавления солей лития, например, материал, обычно идущий на образование эктодермы, идет на образование мезодермы. При значительном (в пределах переносимого зародышем) прибавлении солей лития эктодерма редуцируется до ничтожного участка на анимальном полюсе бластулы (Гербст). Таким образом, дифференцировка клеточного материала зародыша на зародышевые листки оказывается в большой степени зависящей от условий развития. То же самое относится к дальнейшей дифференцировке зародышевых листков на отдельные зачатки. У зародышей амфибий соли лития способствуют превращению материала хордальной пластинки в мезодерму и ее тканевые производные (Леман).

О внутренних факторах, определяющих направление развития чашей в период дробления, уже говорилось в связи с опытом разделения двух первых бластомеров. Следует отметить, что существуют все переходы между двумя крайними типами яиц — мозаичными и регулятивными. Если у кольчатых червей, моллюсков, асцидий уже первые два бластомера разнокачественны и не могут каждый в отдельности дать целого зародыша, то у ланцетника это возможно на стадии двух бластомеров, но уже невозможно на стадии четырех. У амфибий на стадии четырех бластомеров оба дорсальных бластомера, содержащих материал серого серпа, способны каждый в отдельности образовать целого зародыша вчетверо меньших, чем обычно, размеров. Вентральные же бластомеры, не содержащие материала серого серпа, образуют неполноценных зародышей (см. рис. 110, А, Б, В). У морских ежей на стадии 4 бластомеров любой из них способен к превращению в ходе дальнейшего развития в полноценного зародыша, а у кишечнополостных это возможно и на стадии 8 бластомеров. Следовательно, регулятивный тип развития выражен при дроблении у этих животных в наибольшей степени.

Что касается амфибий, то, как явствует из приведенного опыта, уже на 4-клеточной стадии регулятивный тип развития выражен в ограниченной мере. Для нормального развития зародыша необходим материал серого серпа, появление которого, как мы видели, вызывается в момент оплодотворения. Следовательно, материал серого серпа уже в зиготе детерминирован в определенном направлении, и на более поздних стадиях (в ходе дробления) не может возникнуть из других участков яйца. Его нехватка не может быть компенсирована, откуда и вытекает невозможность регуляции целостности (элемент мозаичности в развитии).

Поскольку в процессе дробления происходит в основном только распределение материала оплодотворенного яйца между бластомерами, но не перемещение материала, — в бластуре оказываются детерминированными те же элементы организации, что и в зиготе: передне-задняя ось, билатеральная симметрия и (у амфибий) серый серп, представленный теперь многими мелкими клетками.

Как мы видели (см. гл. IV), на поверхность бластулы лягушки можно нанести подробную карту презумптивных участков, составленную путем прослеживания перемещения цветных меток безвредными красителями в ходе гастрюляции (метод маркировки, разработанный Фогтом) (рис. 113). Но презумптивные участки, устанавливаемые таким способом, в большинстве своем отнюдь не являются детерминированными. В этом можно убедиться с помощью разработанного Шпеманом метода пересадок частей зародыша (эмбриональные трансплантации). Если на стадии бластулы или ранней гастрюлы пересадить

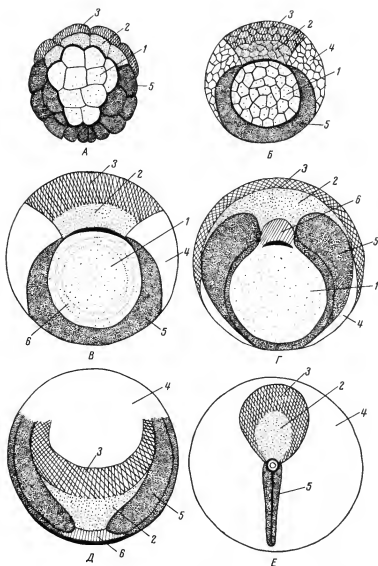


Рис. 113. Карты презумптивных участков (материала будущих эмбриональных зачатков) в бластуле (А—Г) и ранней гастреле (Д,Е) у представителей различных классов хордовых, составленные на основании опытов с маркировкой (из П. П. Иванова).

А — асцидия (по Конклину); Б — ланцетник (по Конклину); В — моллюг (по О. В. Чекавиной); Г — амфибия (по Фогту); Д — костистые рыбы (по Пастельсу); Е — птицы (по Ветцелю). 1 — презумптивная энтодерма; 2 — презумптивная хордальная пластинка; 3 — презумптивная нервная пластинка; 4 — презумптивная кожная эктодерма; 5 — презумптивная мезодерма; 6 — презумптивная прехордальная пластинка.

небольшой участок презумптивной нервной пластинки в область презумптивной кожной эктодермы того же (или другого) зародыша, то в новом окружении этот пересаженный кусочек будет развиваться иначе, чем если бы он в процессе нормального развития оказался в составе нервной пластинки гастрюлы и нейрулы. Именно вместо нервной ткани из трансплантата образуется эпидермис. С другой стороны, можно пересадить кусочек презумптивной эктодермы бластулы в область презумптивной нервной пластинки, и тогда вместо эпидермиса из пересаженного кусочка, в соответствии с новым окружением, разовьется нервная ткань.

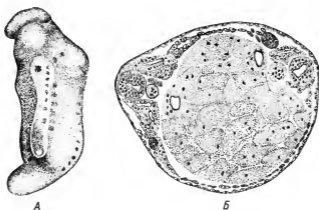


Рис. 114. Индукция вторичного эмбриона посредством пересадки «организатора» (участка дорсальной губы blastopora) зародышу тритона на стадии гастрюлы (по Шпеманну).

А — зародыш тритона (внх слева) с развившимся на его левом боку вторичным (индуцированным) эмбрионом; Б — поперечный разрез того же зародыша (слева — его осевой комплекс зачатков на дорсальной стороне тела; справа — осевой комплекс зачатков, индуцированный пересаженным «организатором»).

Если такие же опыты поставить на стадии поздней гастрюлы, то и кожная эктодерма, и нервная пластинка не изменяют направления своего развития в новом окружении. Кусочек нервной пластинки, пересаженный в область кожной эктодермы, образует нервные элементы, а участок кожной эктодермы, попавший в состав нервной пластинки, дифференцируется в эпидермис.

На основании изложенных опытов Шпеманна можно сделать предположение, что нервная пластинка и кожная эктодерма детерминируются в процессе гастрюляции. Это предположение полностью оправдывается при постановке ряда других экспериментов. Так, при пересадке кусочка серого серпа на стадии бластулы, дорсальной губы blastopora на стадии ранней и средней гастрюлы или хордомезодермы на стадии поздней гастрюлы под кожную эктодерму из этого участка кожной эктодермы образуется нервная пластинка, дифференцирующаяся далее в добавочную нервную трубку. Вместе с подсаженной хордомезодермой она образует добавочный осевой комплекс зачатков (рис. 114, А, Б).

Не менее показательный опыт Гольфретера (рис. 115): если снять с ранней бластулы (у амфибий) оболочки и поместить в раствор Рингера (0,35% концентрации), то часто вместо инвагинации происходит эвагинация, т. е. презумптивные эктодерма и мезодерма не уходят внутрь blastocoela, а остаются снаружи и только отшиуровываются перетяжкой от презумптивной эктодермы. Последняя, как и в норме, шарообразно округляется; образование же перетяжки сравнимо с процессом концентрического замыкания blastopora, которое при нормальном развитии происходит только после ухода энтодермы и хордомезодермы внутрь. В результате экзогастрюляции эктодерма образует полный сморщенный шар и нигде не подстлана хордомезодермой. В соответ-

ствии с этим ни один участок эктодермы не становится нервной пластинкой.

Итак, нервная пластинка возникает из материала эктодермы, подостланного хордомезодермой. Иначе говоря, хордомезодерма «индуцирует» образование нервной пластинки, являясь по отношению к эктодерме «организатором». Понятия «организатор» и «индукция» сыграли большую роль в разработке экспериментальной эмбриологии. По мысли Шпеманна, все эмбриональное развитие можно представить как серию следующих друг за другом процессов индукции. Индуцированный организатором зачаток сам становится организатором по отношению к позднее возникающим зачаткам. Так, глазной бокал, являющийся выростом головного отдела нервной трубки, индуцирует

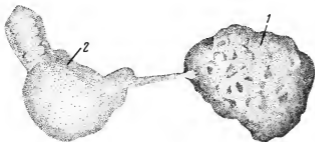


Рис. 115. Экзогастроуляция зародыша аксолотля (по Гольцфретеру, из Гексли и де Бера).

1 — эпидермальный шар; 2 — экзогастроулировавшая мезодерма.

в прилегающей кожной эктодерме образование зачатка хрусталика. Зачаток хрусталика после его замыкания в пузырек и погружения под эктодерму индуцирует в этой последней дифференцировку эпителия роговицы. Д. П. Филатов открыл детерминацию слуховым пузырьком образования хрящевой капсулы, превращающейся позднее в стенку костного лабиринта, и т. д.

Учение Шпеманна об организаторах и односторонней индукции было подвергнуто критической проверке многими исследователями и в ряде положений потребовало коррективов. В частности, выдающиеся советские эмбриологи Д. П. Филатов и П. П. Иванов подчеркнули, что в действительности имеет место не одностороннее воздействие одних зачатков («организаторов») на другие (пассивные, «организуемые»), а взаимодействие между зачатками, хотя один из двух взаимодействующих зачатков может оказывать большее влияние на другой, чем испытывает сам со стороны этого другого зачатка. Д. П. Филатов разработал представление о «формообразовательных аппаратах», т. е. о системах взаимодействующих зачатков, и поставил проблему возникновения и усовершенствования в филогенезе животных таких «аппаратов» (или систем). Таким образом, Д. П. Филатов стремился соединить экспериментальное и эволюционное направления в эмбриологии.

По мысли Чайлда, организаторами становятся участки зародыша, соответствующие высшей точке какого-либо физиологического градиента. Так, до оплодотворения организующую роль играет анимальная область яйца как высшая точка анимально-вегетативного градиента физиологической активности. После оплодотворения появляется новый, спинно-брюшной градиент, высшей точкой которого является у амфибий серый серп, материал которого, как мы видели, приобретает свойства организатора. Как правило, физиологически наиболее активные участки зародыша оказываются и наиболее чувстви-

тельными к действию неблагоприятных внешних факторов, отмирая в первую очередь при помещении зародыша в слабые растворы ядов, наркотиков и т. п.

Если на наиболее ранних стадиях развития зародыша основными факторами дифференцировки являются градиенты и взаимодействие между зачатками, осуществляемое путем непосредственного контакта (и, возможно, выделения и диффузии индуцирующих веществ), то на определенных стадиях развития все большую роль начинают играть эндокринные органы (железы внутренней секреции) и нервная система. Эндокринные органы (гипофиз, щитовидная железа) сравнительно рано начинают специфическую деятельность — выработку гормонов, влияющих на рост и дифференцировку. Денервация тех или иных зачатков нарушает процессы формообразования и дифференцировки органов. Установлено, например, что у ракообразных, у которых отрезанный стебельчатый глаз способен регенерировать, в случае удаления нервного узелка у основания отрезанного стебельчатого глаза вместо глаза регенерирует усик. У аксолотля¹ денервация культи ампутированной конечности ведет к резкому нарушению нормальной регенерации конечности. У зародыша развитие конечности и других органов происходит и при лишении их нормальной иннервации, но на более поздних стадиях рост таких денервированных зачатков отстает от роста неденервированных, и орган получается маленьким и недоразвитым. Следовательно, значение нервной системы в этом случае не столько морфогенетическое, сколько трофическое (регуляция уровня обмена веществ, определяющего темп и степень развития органа).

Наступление специфической дифференцировки тканей также определяется сложным взаимодействием различных факторов. Например, направление новообразующихся волокон соединительной ткани в большой степени зависит от условий натяжения, которые можно создавать искусственно в эксперименте. На ранних стадиях развития направление дифференцировки в большой степени зависит от взаимных влияний соседних зачатков. Кроме уже упоминавшихся опытов Шпеманна и других с детерминацией нервной ткани и эпидермиса, можно привести весьма показательный эксперимент Г. В. Лопашова: если воспрепятствовать впячиванию дистальной части глазного пузыря и образованию двустенного глазного бокала, то та часть глазного пузыря, которая при нормальном развитии уходит внутрь глазного бокала и превращается в слои сетчатки с их нервными клетками, оставаясь снаружи (в контакте с мезенхимой), дифференцируется в пигментный эпителий. Следовательно, условием, детерминирующим материал глазного зачатка в направлении дифференцировки пигментного эпителия, является сохранение контакта с мезенхимой и сосудами. Условием же, детерминирующим дифференцировку этого материала в направлении образования сетчатки, является инвагинация этого материала, отсутствие контакта с мезенхимой и наличие контакта с находящимся снаружи пигментным эпителием.

На поздних стадиях тканевой дифференцировки большую роль играет функция, под влиянием и в результате которой определяются детали гистологической структуры. Так, специфическая тканевая дифференцировка кишечного эпителия у куриного зародыша значительно

¹ Аксолотль — личинка североамериканской хвостатой амфибии — амбистомы, напоминающая гигантского (до 30 см) головастика. В засушливые годы совершает метаморфоз, переходя от жаберного дыхания к легочному. В дождливые годы, а также при содержании в аквариумах достигает половозрелости и размножается без превращения в дефинитивную форму — амбистому (явление неотении).

продвигается на 14—15-й день инкубации, сразу после того как зародыш начинает заглатывать белок, попадающий в амниотическую полость. У млекопитающих и человека окончательная структура эпителиальной выстилки легочных альвеол возникает только с момента начала легочного дыхания. Рельеф и тонкая структура костей формируются в большой степени под влиянием работы связанных с ними мышц и т. д.

Сделанный весьма краткий обзор причинных факторов развития показывает, что как теория преформации, так и теория эпигенеза недостаточны для объяснения движущих сил развития уже в силу своей односторонности. Развитие зародыша в целом, его органов, тканей и клеток является результатом сложнейшего взаимодействия внутренних и внешних факторов.

В оплодотворенном яйце в известном смысле «преформированы» (лучше сказать — детерминированы) наследственные особенности данного вида организмов, точнее — тип обмена веществ и соответствующая ему тонкая структура цитоплазмы и ядра, определяющие направление развития в сторону образования признаков, характерных для данного вида. Но не следует забывать, что эти внутренние наследственные особенности вида сами сложились исторически и во многих отношениях коренятся в тех внешних условиях, в которых приходилось существовать длинному ряду поколений предков данного организма. Поэтому никакой преформации в том смысле, в каком это понималось многими метафизически мыслившими биологами XVII—XVIII столетий, на деле не существует. Вместе с тем несостоятельно и чисто эпигенетическое представление об индивидуальном развитии, поскольку вещество яйца отнюдь не является пассивным пластическим материалом, из которого внешние причины и условия могли бы лепить любую организацию.

Представления об эпигенезе и преформации являются результатом абсолютизации реально существующих сторон процесса развития. Рациональным зерном, из которого выросла идеалистическая теория преформации, является исторически обусловленная, сложившаяся в филогенезе видовая специфичность половых клеток и развивающегося из них зародыша. Рациональным элементом, из которого выросла односторонняя, механистическая теория эпигенеза, является причинная обусловленность каждого шага развития, факт появления новых, ранее отсутствовавших разнородных частей зародыша из первоначально однородного материала. Оба эти, казалось бы, противоположных момента невозможно разграничить. Наследственные (определяемые всей предшествующей историей) свойства вида могут в каждом данном онтогенезе реализоваться только через цепь последовательных, причинно обуславливающих друг друга процессов новообразования при определенных, необходимых для развития внешних условиях. При этом требования, которые предъявляет развивающийся организм к условиям своего существования, и формы взаимодействия его со средой с каждым следующим этапом развития все более усложняются.

Одни из важнейших выводов заключается также в том, что с помощью одного только экспериментального анализа невозможно выявить факторы индивидуального развития во всей сложности их перекрестных взаимодействий. Обязательным является исторический подход к процессам индивидуального развития, т. е. учет того, что последовательность причинно вытекающих друг из друга процессов, составляющих онтогенез, сложилась в филогенезе и закреплена естественным отбором в длинном ряду поколений.

Как мы видели из материала предыдущей главы, эмбриональное развитие есть чрезвычайно сложный процесс, происходящий лишь при определенном сочетании внутренних и внешних условий. Каждая следующая стадия этого процесса причинно вытекает из предыдущей и из имеющихся в данный момент условий развития. Если какого-либо из внешних или внутренних условий, важных для осуществления нормального процесса развития, недостает или если прибавляется какой-то необычный внешний фактор, способный повлиять на ход развития, процесс развития отклоняется от нормального пути. В некоторых случаях, когда действие этого фактора было временным, после его устранения организм зародыша способен выровнять ход своего развития (явление регуляции), и в результате развивается нормальная организация. В других случаях действие повреждающего фактора оказывается необратимым, и зародыш либо в конце концов гибнет, либо организм рождается на свет с теми или иными дефектами строения. То или иное нарушение, возникшее на определенной стадии развития, например на стадии гастролы, может повлечь за собой цепь все более сильных отклонений от нормального развития, в результате чего в конце концов дальнейшее развитие может стать вовсе невозможным. Вследствие внутриутробной гибели некоторой части (до 30%) зародышей и плодов фактическая плодовитость (как у животных, так и у человека) ниже потенциальной. У человека внутриутробная гибель зародышей на ранних стадиях беременности проявляется в виде спонтанных аборт (самопроизвольных выкидышей). Кроме того, гибель эмбрионов происходит и при внематочной (например, трубной) беременности, когда имплантация зародыша произошла не в матке, а, например, в яйцеводе.

Примером регулируемых нарушений нормального развития являются однояйцевые близнецы. В случаях рождения у человека сразу двух (или более) детей мы должны различать два принципиально различных варианта. Часто каждый из родившихся близнецов развивается из отдельной яйцеклетки, причем обе яйцеклетки овулировали одновременно, были в одно время оплодотворены и дали начало двум совершенно независимым зародышам (разнояйцевые близнецы). В этом случае близнецы могут быть как одинакового, так и разного пола, и сходство между ними не больше, чем между обычными братьями и сестрами. В других случаях близнецы могут развиваться из одной оплодотворенной яйцеклетки, которая на какой-то стадии своего развития (дробление, бластоциста и т. п.) разделяется на двух зародышей, которые далее развиваются самостоятельно (однояйцевые близнецы). В таких случаях оба ребенка оказываются всегда одного пола и обладают чрезвычайно выраженным сходством друг с другом, так что даже родители не всегда способны их отличить. Совершенно очевидно, что здесь имеет место явление, напоминающее результаты опытов с разделением бластомеров у амфибий. Зародыш разделился надвое на такой стадии, когда его

части способны к регуляции, к образованию целого. Предположение, что это происходит на ранних стадиях дробления, маловероятно, так как у млекопитающих и человека дробящееся яйцо покрыто довольно прочной оболочкой — зопа pellucida. Последняя исчезает на более поздних стадиях, к началу образования бластоцисты. У некоторых млекопитающих (броненосцы из отряда неполнозубых), как правило, в норме каждая бластоциста образует не одну, а несколько первичных полосок, соответственно из каждого яйца развивается несколько (4 и более) зародышей. Это явление, называемое полиэмбрионией, по существу представляет собой род бесполого размножения, имеющего место на ранней зародышевой стадии. По-видимому, нечто подобное, но не как правило, а как исключение, имеет место и у человека в случае однояйцевых двоен. Таким образом, как ни парадоксально, можно говорить о наличии у человека (правда, как исключение) процесса, который с полным основанием должен быть отнесен к бесполом формам размножения¹.

По данным Миллера (1941), основанным на большом статистическом материале, у человека в случаях рождения сразу четырех детей («четверия») лишь в 8% случаев они являются однояйцевыми, в 30% — двуяйцевыми, в 30% — трехяйцевыми, в 32% — четырехяйцевыми (т. е. развиваются каждый из отдельной зиготы). Обычно развивающиеся разнояйцевые близнецы имеют отдельные плаценты в течение всей внутриутробной жизни, но иногда плаценты сливаются (снихоральная пара близнецов). Однояйцевые (идентичные) близнецы могут быть дихориальными или монохориальными, соответственно стадии развития зародыша, на которой началось образование двойни. Если разделение произошло очень рано, на стадии морулы, каждый зародыш может образовать свой собственный хорион (дихориальная двойня).

КЛАССИФИКАЦИЯ АНОМАЛИЙ РАЗВИТИЯ

Анатомически выраженные уродства (аномалии развития) необычайно разнообразны и могут быть для удобства рассмотрения подразделены на следующие основные группы (Виллис, 1962):

1. Аномалии развития двоен, троен и т. д.
2. Крупные (общие) аномалии нервной трубки и осевого скелета.
3. Резкие аномалии головного конца тела.
4. Резкие аномалии заднего конца.
5. Крупные дефекты вентральных стенок тела.
6. Аномалии, ограниченные отдельными органами или их частями.
7. Гамартомы и гамартомные системные нарушения.
8. Генерализованные аномалии развития скелета.

Кроме того, должны быть особо выделены патологические отклонения в развитии рудиментов и анцестральных (предковых) признаков, гетеротопное (т. е. топографически смещенное, происходящее на необычном месте) развитие тканей, эмбриональные опухоли и тератомы, эмбриопатии в узком смысле слова, или фетопатии (врожденные нарушения обмена и другие заболевания внутриутробного периода, нередко продолжающиеся и после рождения)².

ДВОЙНИКОВЫЕ УРОДСТВА

Нередко раздельные, т. е. не сращенные, однояйцевые близнецы обнаруживают сходные аномалии развития, в частности внутренностей и органов тазовой области, заячью губу и расщепленное небо, аномалии

¹ Речь здесь идет не о размножении материнского организма, которое, разумеется, у позвоночных и человека может быть только половым, а о «бесполом размножении» (путем разделения надвое) самого зародыша.

² От греч. слов pathos — болезнь; embryon — зародыш; лат. foetus — плод.

в развитии зубов, полидактилию (многопалость, т. е. наличие избыточных пальцев рук и ног) и т. д. — свидетельство генетической (наследственной) природы этих уродств. Ретинобластома — эмбриональная опухоль наследственной природы — встречается подчас у обоих однояйцевых близнецов. Однако в других случаях из двух однояйцевых близнецов обнаруживает анатомические отклонения от нормы только



Рис. 116. Двойниковые уродства у человека (из Паттена).

один, другой же совершенно нормален. Сходные аномалии у обоих близнецов не обязательно свидетельствуют, что эти последние являются однояйцевыми.

В случае неполного разделения двух первичных полосок могут возникать двойниковые уродства, при которых оба зародыша оказываются сращенными в большей или меньшей степени (рис. 116). Сращенные зародыши могут быть либо сходными по размерам, либо в той или иной мере различающимися. В крайних случаях один из зародышей оказывается как бы паразитическим придатком другого.

Такой «паразитический» зародыш отличается обычно не только меньшей величиной, но и аномальным строением. Нередко он лишен сердца (акардия) или имеет весьма несовершенное сердце (гемиакардия), и в отношении кровообращения полностью или частично зависит от нормального близнеца благодаря наличию ненормальных анастомозов их пупочных сосудов в плаценте или поблизости от нее. Направление кровотока в пупочных и других главных сосудах аномального близнеца извращено. Обедненная кислородом кровь из пупочной артерии нормального близнеца входит в пупочную артерию лишенного сердца плода через его единственную пупочную артерию и покидает его через его пупочную вену («плацентарный паразит», или аллантоид-ангиопласт). Вследствие несовершенства кровообращения почти все паразитические близнецы страдают отеком соединительной ткани, в том числе подкожной.

Плоды с акардией и гемиакардией могут быть подразделены на три связанных переходными формами типа — парацефалы (с головой), ацефалы (безголовые) и аморфные (лишенные внешних признаков плода).

Парацефалы имеют различную, хотя всегда несовершенную развитую голову, а туловище и конечности с различными степенями редукции или уродства. Наименее редуцированные имеют сердце, однако всегда сильно нарушенного строения, которое может не иметь прямого сообщения с пупочными сосудами, так что в таком уродливом плоде имеются два кровотока: один снабжен своим несовершенным сердцем, а другой обеспечивается сердцем близнеца через пупочные сосуды. Описан лишенный конечностей парацефал, внешне представлявший аморфным, но содержавший череп со значительной массой мозговой ткани. Большинство парацефалов лишено сердца, имея извращенный кровоток, поддерживаемый сердцем близнеца через пупочный канатик. Парацефалы с акардией и гемиакардией всегда обнаруживают отсутствие или резкую деформацию большинства внутренностей. Наиболее редуцированные парацефалы состоят из несовершенно развитой головы с небольшим туловищем или лишь следами его (акормус). Если при этом и голова столь несовершенно развита, что едва различима, то такие особи могут быть названы аморфными парацефалами.

Ацефалы — наиболее часто встречающиеся формы двойниковых уродов. Наименее недоразвитые из них, с гемиакардией, имеют неправильно сформированное сердце, туловище и нижние конечности, а иногда крайне редуцированный мозг скрыт в верхушке безголового туловища. Чаше, однако, они лишены сердца, даже если туловище и скелет нижних конечностей хорошо сформированы. Такие особи обычно лишены грудных и верхних брюшных внутренностей, но часто снабжены кишечником со слепым верхним концом, а также почками, надпочечниками и тазовыми органами. Спинной мозг на том или верхнем уровне обрублен или суживается. Периферические нервы и мышцы развиты и распространены в весьма различной степени. Наиболее редуцированные ацефалы состоят немногим более чем из пары недоразвитых нижних конечностей и лишь следов тазовой области.

Аморфный близнец лишен всех внешних признаков частей плода и состоит из оvoidной или неправильной, покрытой кожей массы, часто даже не имеющей намеков на конечности. Внутреннее строение сильно варьирует. Сердце и другие грудные органы отсутствуют, некоторые из брюшных внутренностей могут иметься, но часто тоже отсутствуют. У одних имеются позвоночник и ребра, у других скелет редуцирован до бесформенных костных масс, которые не могут быть идентифицированы (т. е. определены как те или иные части скелета).

Остается пока невыясненным механизм возникновения таких двойниковых уродов. Возможно, один из близнецов, развиваясь несколько сильнее и рано приобретая сосудистые связи с другим, редуцирует своего партнера до «паразитической» формы. Согласно другому взгляду, дефектный плод с самого начала был дефектным и смог выжить лишь благодаря паразитической связи со своим близнецом.

Как происходит редукция паразитического близнеца? Имел ли ацефал первоначально голову, которая постепенно атрофировалась вследствие скудного и ненормального кровоснабжения, или головы не было с самого начала? Имел ли акормус, состоящий из одной головы, первоначально туловище, которое постепенно редуцировалось, или он был с самого начала лишен туловища? Обуславливает ли вообще ненормальная циркуляция в «паразите» прогрессирующее исчезновение первоначально имевшихся частей, или нехватки частей существуют с самого начала развития? По-видимому, оба объяснения не исключают одно другого. Каждый плод с акардией должен был иметь на ранних эмбриональных стадиях своего развития осевую комплекс зачатков, так как это — первый продукт гаструляции, закладываемый еще до того, как начнет биться сердце и возникает кровоток. Циркуляция крови начинается лишь с 4-й недели, когда зародыш уже имеет 7—8 пар сомитов. Если, следовательно, редуцированный близнец лишен всех следов сегментированного позвоночного столба, то это наверняка результат утраты имевшихся первоначально осевых зачатков. Невозможно представить себе, чтобы зародыш позвоночного мог развить только несовершенную голову, или только пару ног, без того чтобы сначала образовать осевую основу, от которой эти части могут отрасти. С другой стороны, поскольку строение сердца нормально на-

чинается задолго до появления зачатков многих органов, и так как развитие этих зачатков зависит от адекватного кровоснабжения, то ясно, что у зародыша с акардией или гемикардией, с неполноценной и извращенной циркуляцией уже обескислороженной крови неизбежно многие из зачатков органов не будут развиваться. Что недостаточное кровоснабжение может быть само по себе причиной крайнего уродства и редукции частей зародыша, подтверждается редкими случаями псевдоаморфного одиночного плода с резко аномальным сердцем, обладающего всеми чертами близнеца с гемикардией.

Недоразвитие акардиального близнеца, следовательно, частично обусловлено утратой зачатков частей, первоначально имевшихся у зародыша, а частично — выпадением развития других, в норме появляющихся позднее зачатков органов, — оба фактора вытекают из ненормальности кровоснабжения зародыша. Эта ненормальность, вероятно, возникает уже со времени первого становления циркуляции на 4-й неделе развития, например в форме первичного дефекта сердца, как у одиночного псевдоаморфного плода. Так как зародыш не может быть обеспечен собственной циркуляцией, он приобретает анастомическую циркуляцию от своего близнеца и теперь в состоянии переживать в течение беременности в сильно редуцированной форме. Эта концепция не исключает теории доминирования нормального близнеца.

Все классификации и названия сросшихся двоен чисто описательны, строятся на основании места и степени объединения частей обоих членов пары, которые неограниченно варьируют и не имеют существенного значения для понимания способа происхождения двойниковых уродов. Вероятно, способ возникновения всех сросшихся двоен и двойниковых уродов один и тот же — срастание, в результате их налегания друг на друга, двух тесно соприкасающихся эмбриональных областей внутри единственной бластоцисты. Это — не вторичное слияние двух первоначально самостоятельных организмов, а первичное объединение путем взаимного налегания двух эмбриоформативных полей. По-видимому, сросшиеся двойни всегда развиваются в общем амнионе.

Двойниковые уродства различных видов можно получить экспериментально, например у куриных зародышей, если произвести продольный надрез первичной полоски с переднего или заднего ее конца на большем или меньшем ее протяжении или если на один из концов первичной полоски оказывать длительное давление, приводящее к ее раздвоению (рис. 117). По-видимому, и у человека двойниковые уродства возникают под влиянием каких-либо неблагоприятных воздействий на стадии первичной полоски, когда закладываются основы организации зародыша.

Типы и степени объединения сросшихся двоен и двойниковых уродов реализуют все теоретически мыслимые возможности. Если две эмбриональные области только соприкасаются или лишь слегка налегают друг на друга, каждый из получающихся сросшихся двойников имеет полноценную или близкую к таковой организацию. Если область срастания является головной конеч, возникает краниопаг — вертикальное, окципитальное, латеральное или асимметричное объединение скальпов или кальвариев. В случае срастания вентральными сторонами образуется торакопаг, ксифопаг или омфалопаг той или иной протяженности, при этом часто обе печени частично срастены. Срастание дорсальными сторонами, обычно в тазовой области, дает пнигопаг (пример — «сиамские близнецы»). Наконец, перинеальное и тазовое сращение приводит к возникновению исхиопага, две спины отходят при этом в противоположных направлениях. Если эмбриональные области близнецов значительно совпадали, каждый из компонентов получающегося двойного уroda неполон, оба компонента имеют большую или меньшую протяженность общих частей. При таких обстоятельствах сращение обычно бывает латеральным, приводя к дубликации (удвоению) головных концов, задних концов тела или и тех и других.

Известны случаи *ischioragus trirpus* со сращением как вентральных стенок живота, так и тазовой области, с двумя нормальными ногами и сложной третьей нижней конечностью с 10 пальцами. В двух таких случаях правый партнер каждой пары имел полный *situs inversus* (извращенное положение) внутренностей и значительные аномалии в строении сердца; кровоток в аорте правого партнера имел противоположное обычному направление. В каждом случае правый член пары был меньше, несомненно, в силу ненормальной циркуляции. Цефалоторакопагус в сочетании с уродством Януса в области составной головы имеет вентральное сращение груди и головы с двумя

лицами на противоположных сторонах, каждое из них образовано слиянием двух половин лица от двух особей. В редких случаях *stapioragus parietalis* череп партнёров имели боковые отверстия, но без костного сращения, каждый из партнёров обладал отдельным головным мозгом. Такие близнецы могут быть хирургически отделены друг от друга.

Известны моноамниотические близнецы на стадии 13 и 8 сомитов, длинные оси которых были на одной линии, а головы обращены в одном направлении, так что головной конец одного был обращен к хвостовому концу другого — наиболее редкое соотношение. Один из зародышей находился на ранней стадии развития акардин, его кровоток проходил через другого зародыша, чтобы достичь пупочного стебелька.

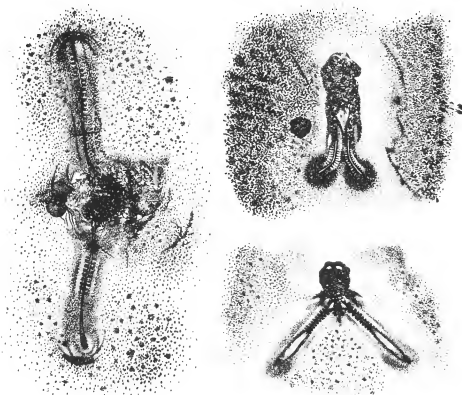


Рис. 117. Двойниковые уродства у куриных зародышей, полученные экспериментально (из Паттена).

Редко паразитический двойник включен в брюшную полость своего собрата (*foetus in foetu*). Мешок, содержащий паразита, всегда расположен при этом ретроперитонеально. Диагноз *foetus in foetu*, или включенного двойника, должен быть ограничен индивидами с несомненным позвоночником и не должен распространяться на абдоминальные и ретроперитонеальные тератомы (см. ниже). Предполагаемый включенный двойник заслуживает полного рентгенографического исследования и препаровки в интересах уточнения диагноза.

ГРУБЫЕ АНОМАЛИИ НЕРВНОЙ ТРУБКИ И ОСЕВОГО СКЕЛЕТА

После гаструляции и образования спинной струны следующим большим событием в развитии зародыша является нейруляция, т. е. формирование нервной трубки и ее обособление от поверхности тела. Это

сопровождается вскоре появлением зачатков скелетного вместилища центральной нервной системы, позвонков и черепа, развитие которых зависит от развития нервной трубки. Показано экспериментально, что эти важнейшие изменения в ходе развития вдоль медиальной дорсальной области зародыша особенно чувствительны к повреждению тератогенными агентами. Выпадения замыкания краев нервной трубки, ее обособления и образования скелетного вместилища ведут к анэнцефалии и различным степеням *spina bifida* («раздвоениям спины», точнее — расщеплениям позвоночника) — наиболее обычным результатам экспериментальных вмешательств на развивающихся яйцах.

Здесь будут вкратце рассмотрены: анэнцефалия и родственные аномалии; цефалоцеле; врожденная гидроцефалия и гидранэнцефалия; миелосхизис, *spina bifida* и родственные аномалии; низинцефалия и близкие аномалии; спинальные цели с вовлечением пищеварительного канала.

Под анэнцефалией подразумевают аномалию, развивающуюся в результате незакрытия (дирафии) головной части нервной трубки. При анэнцефалии часто совершенно не развиваются кости крыши черепа, а кости основания черепа обнаруживают различные аномалии, в частности нарушения сращения костей, деформацию височной кости и внутреннего уха и т. д. Анэнцефалия — обычнейшее уродство, не совместимое с жизнью (по данным ряда исследователей, анэнцефалия встречается один раз на 1460 рождений, причем значительно чаще у плодов женского пола).

Протяженность дефекта мозга в каудальном направлении при анэнцефалии сильно варьирует. В большинстве случаев нет оформленных частей мозга выше продолговатого мозга, но иногда различными частями среднего мозга, моста, реже мозжечка. Незакрытие нервной трубки нередко распространяется и на шейный отдел спинного мозга, а иногда нервная пластинка остается широко открытой на всем протяжении — полная платинерия, или краниорахисхизис. В таких случаях к моменту рождения лишь местами обнаруживаются следы ткани центральной нервной системы. Но и при обычной анэнцефалии спинной мозг остается недоразвитым вследствие отсутствия развития различных проводящих путей, в норме вырастающих в спинной мозг из головного.

Анэнцефалия и некоторые другие аномалии развития мозга возникают в силу нарушения нормальных условий развития передних сегментов тела. Как показали эксперименты П. Г. Светлова, ларвальные сегменты (подробнее см. гл. XII) более чувствительны к повреждающим воздействиям, чем остальные сегменты тела. Поэтому при определенных дозировках повреждающих факторов (яды и др.) можно получить зародышей животных, у которых производные ларвальных сегментов (и соответствующие разделы мозга — конечный и промежуточный) отсутствуют, тогда как остальное тело развито более или менее нормально.

Как правило, анэнцефалия сочетается с недоразвитием желез внутренней секреции, в частности надпочечников, гипофиз часто отсутствует или недоразвит, а следствием этого являются и нарушения в развитии гонад. С анэнцефалией часто связаны различные аномалии и в строении других органов, притом не только головы и лица (циклопия, расщепление неба), но также туловища (дефекты брюшной стенки и диафрагмы), удвоения конечностей, различные аномалии внутренностей.

Под названием «цефалоцеле» подразумевается выступание внутричерепного содержимого через дефект в черепе. Если оно содержит только мозговые оболочки и жидкость, то это — менингоцеле (встречается реже), если и мозговую ткань — энцефалоцеле (встречается чаще). Такие аномалии представляют результат первичного нарушения формирования и обособления нервной трубки от поверхностной эктодермы с сопутствующим дефектом ее черепного вместилища. В ряде случаев энцефалоцеле выступающая мозговая ткань представляет не грыжу собственно мозга, а избыточную мозговую ткань, возникающую вследствие местного ускорения роста. Нередко в случаях цефалоцеле бывают как локально с нею связанные аномалии (внутренняя гидроцефалия, *spina bifida* в шейной области), так и уродства других частей тела, например аномалии в развитии сердца и других внутренностей. За исключением особых групп мозговых уродств, при цефалоцеле надпочечники нормальны.

Врожденная гидроцефалия и анэнцефалия возникает в результате преграждения части желудочковой системы мозга и ее выходов, чаще всего сильвиева водопровода (глиоз, т. е. разрастание нейроглии, атрезия, реже простой стеноз, т. е. сужение, и

образование перегородки). Сравнительно редкими причинами могут быть ганоз и стеноз мозговых отверстий и образование перегородки у отверстия Мажанди. В других случаях гидроцефалия может иметь постнатальное происхождение и воспалительную природу. В специальной группе случаев гидроцефалия связана с люмбальным или люмбосакральным, менее часто торакальным менингоцеле или менинго-миеломе. В случаях с менинго-миеломе одновременно имеется уродство Ариольда — Киари — языкообразное продолжение мозжечка в каудальном направлении, покрывающее сильно удлиненный продолговатый мозг. Они включают соответственно удлиненный 4-й желудочек, причем имеется препятствие для оттока из него цереброспинальной жидкости в черепную полость вследствие закупорки *foramen magnum*, вызывающей гидроцефалию.

Врожденная гидроцефалия почти всегда бывает вызвана первичным нарушением развития нервной системы. В течение первых трех месяцев желудочки в хоронидное сплетение сравнительно велики, а стенки мозга тонки; раннее препятствие оттоку цереброспинальной жидкости поддерживает и усугубляет эту «физиологическую гидроцефалию» ранней фетальной жизни и препятствует правильному формированию стенок мозга. Секрция жидкости хоронидным сплетением начинается на очень ранней стадии развития, вероятно в течение 2-го месяца.

Врожденная гидроцефалия часто сопровождается другими аномалиями развития мозга и других частей, например лицевыми нежными расщелинами, циклопией, аномалиями развития пальцев и внутренностей.

При гидранцефалии голова внешне представляется нормальной, но полушария большого мозга полностью отсутствуют, их место занято прозрачной жидкостью, заключенной в перепончатомместилище. Средний мозг оканчивается наверху обрубком, тогда как остаток ствола мозга и мозжечок выглядят нормально. Природа этого уродства неясна; нормальные размер и форма черепа не соответствуют ни взгляду, что оно обусловлено первичной агенезией (неразвитием) полушарий, ни мнению, что это — крайний конечный результат гидроцефалии. Замечательно поведение таких детей: они живут несколько дней и нормально принимают пищу; в одном из случаев ребенок прожил свыше трех лет, беря рожок, после первого года много кричал, но в остальном был лишен подвижности и ощущений.

Различные формы *spina bifida* представляют дефекты замыкания (*disraphia*) и обособления от кожной эктодермы спинного отдела нервной трубки, а также, как следствие, нарушения развития ее скелетногоместилища. Различают: тотальный миелосхизис — вся нервная пластинка остается широко открытой;

локальный миелосхизис, или миеломе¹ — часть спинного мозга остается в виде незамкнутой нервной пластинки, обычно выдаваясь на поверхность наполненной жидкостью менингоцеле;

менинго-миеломе — наиболее обычная разновидность: спинной мозг распластан и вытянут наружу поверх менингоцеле, но покрыт истонченным эпидермисом;

менингоцеле — мешковидное выпячивание мозговых оболочек, не содержащее спинного мозга;

spina bifida occulta — локальный дефект одной или более позвоночных дуг, но без выпячивания спинного мозга или его оболочек.

Иногда *spina bifida* сопровождается дипломиелией, при которой спинной мозг расщеплен на известном протяжении на две части, каждая со своим центральным каналом, часто разделенные костной или хрящевой перегородкой, разделяющей полностью или частично спинномозговой канал на два. Аномалии спинного мозга могут сопровождаться и иными нарушениями строения позвонков и ребер, а также внутренностей.

Инизифалия — редкая аномалия, несовместимая с постнатальным выживанием, встречается чаще у плодов женского пола. Это — грубая аномалия затылка, шеи и головного мозга. Голова повернута так, что лицо обращено кверху. Дорсально скальп продолжается в кожу люмбодорсальной или сакральной области. Спереди шеи нет, кожа лица непосредственно переходит в кожу груди и плеч. Характерны резкие нарушения в развитии затылочной кости, шейных, грудных и часто поясничных позвонков (уменьшение числа, деформация). Часто этому сопутствуют окципитальное энцефалоцеле и другие грубые аномалии мозга. Спинной мозг короток и дефектен, может и вовсе отсутствовать. Разнообразны аномалии внутренних органов. Такая множественность нарушений при инизифалии свидетельствует, что эта аномалия возникает рано, вероятно в пресоматный период (3-я неделя или раньше).

В случае тотального заднего миелосхизиса описаны разделение на две части тела позвонков, или *spina bifida anterior*, с пищеводом, лежащим между двумя частями. Известны и другие варианты вовлечения отдельных участков пищеварительной трубки (желудка, кишки) в расщепленный продольно позвоночник и их прилегания к мозговым оболочкам.

¹ Название «миеломе» не совпадает с «энцефалоцеле»; при одном нервная трубка открыта, при другом замкнута.

Большое количество уродств обусловлено нарушениями роста на тех или иных стадиях эмбрионального развития. Так, при рано сказавшемся недостатке тиреоидного гормона развиваются карликовость и кретинизм, при избытке гипофизарного гормона роста — акромегалия (гигантизм конечностей) и т. д. К аномалии приводит и нарушение местных формообразовательных процессов. С некоторыми из них мы уже встречались в предыдущем изложении (см. гл. IX). В частности, весьма обычны грубые аномалии головного конца.

ГРУБЫЕ АНОМАЛИИ ГОЛОВНОГО КОНЦА

Так, заячья губа, волчья пасть, нёбные и другие лицевые расщелины являются результатом отсутствия срастания различных частей одного или обоих верхнечелюстных отростков и медиальных и латеральных носовых частей лобно-носового отростка или, менее часто, верхнечелюстного и нижнечелюстного отростков или обеих половин нижнечелюстной дуги по средней линии. Расщелины могут быть одно- или обоесторонними, различные типы их могут встречаться совместно или в комбинации с другими лицевыми, черепными или топографически удаленными аномалиями. Медианная нижнечелюстная расщелина может продолжаться по средней линии шеи вниз, вовлекая гиоидную дугу и грудину. Наследственные заячья губа и расщепленное нёбо, сходные с аналогичными аномалиями у человека (которые также иногда могут быть наследственными и семейными особенностями), встречаются у мыши, и изучение поврежденных зародышей на разных стадиях отчетливо показывает, что развитие аномалии происходит в результате задержки роста челюстных отростков. Так как формирование нёба у человека путем срастания челюстнонёбных отростков является неполным до 10-й недели, налицо весьма длительная возможность задержки этого процесса повреждающими факторами.

У различных позвоночных встречается спонтанно, а также может быть вызвана экспериментально циклопия, или синопсия — аномалия, затрагивающая не только развитие глаз, но также носа, костей черепа и нервной системы. Нередко вместо двух парных глаз развивается один большой медианный глаз без следов дупликации, или единственная медианная орбита может содержать редуцированный, рудиментарный глаз или вовсе не содержать глазного яблока. В других случаях в одной обширной орбите лежат бок о бок два глазных яблока. Значительно чаще два глазных яблока объединены в единственный большой шар с медианной ямкой и парными роговками, зрачками, хрусталиками и другими частями, или может быть частичное объединение также и этих компонентов. Часто они атрофичны или отсутствуют. Наружные глазные мышцы развиты аномально. Нередко имеются 4 века, окружающих одно отверстие. Сетчатка циклопических глаз иногда образует складки, трубочки и розетки.

У многих циклопических плодов нос характерно изменен в форме хоботка или трубки, почти всегда над медианным глазом, редко под ним. Описан плод, у которого, наряду со сближением орбит, имелись отдельные парные супраорбитальные хоботки. В случае отсутствия хоботка глаз часто рудиментарен или отсутствует, что указывает на значительный дефект средних частей лица, — переходная аномалия, приближающаяся к апрозопии. Хоботок покрыт кожей и выстлан секреторным эпителием, но полость его заканчивается слепо, не имея сообщения с глоткой. Стенка его обычно мягкая, но может содержать и хрящ. Циклопия сопровождается аномальным развитием ряда лицевых костей, конечного мозга (непарный гладкий узелок или подковообразная масса, лишенная мозолистого тела, прозрачной перегородки и свода), редуцией или отсутствием нижней челюсти в комбинации с отоцефалией или без нее, избыточными пальцами на руках и т. д.

Эксперименты на зародышах животных показывают, что циклопия возникает не путем сращения первоначально парных частей (глазных яблок, орбит), но в результате образования с самого начала непарных органов.

Близкую к циклопии аномалию или ее незавершенную форму, представляет цебцефалус («обезьянья голова») — орбиты сближены, нос узок и деформирован, обычно с единственной узкой полостью, мозг так же аномален, как при циклопии.

Микрогнатус и агнатус — уменьшение или, в крайнем случае, отсутствие нижней челюсти (редко у человека, чаще у других млекопитающих, в частности у овец). Уши часто смещены книзу и в той или иной степени недоразвиты. Эта аномалия вызвана неразвитием нижнечелюстной дуги и связанных с ней структур. Агнатус может сочетаться с циклопией.

Апрозопус (отсутствие лица) — крайняя степень деформации головного конца тела. Плод с маленькой шаровидной головой, лишенной глаз, носа и рта, но обычно с наружными ушами, иногда сближенными и сращенными. Полость глотки спереди слепо замкнута. Мозг редуцирован (имеется только ствол). Эта аномалия, как и циклопия и агнатия, у человека встречается реже, чем у других млекопитающих.

ГРУБЫЕ АНОМАЛИИ ЗАДНЕГО КОНЦА ТЕЛА

Здесь относятся врожденное отсутствие одной или обеих нижних конечностей, отсутствие крестца или поясничных позвонков и крестца, но при наличии лишней конечностей — аномалия, совместимая с жизнью; удвоение нижних конечностей или таза и конечностей; дефекты тазовых стенок с отсутствием конечностей или без и с выпячиванием внутренностей; удвоение либо смещение пениса или клитора, обычно с отсутствием прорыва анального отверстия и другими перипенальными (промежностными) и внутренними аномалиями. Особенно характерна симподия, или сиреномелия (сиремля) — большая или меньшая степень сращения и редукции скелета и мягких частей повернутых нижних конечностей, сопровождаемая аномалиями таза, тазовых органов и мочевого тракта, отсутствием анального отверстия и т. д. Встречается сравнительно редко у человека, еще реже у животных.

Возникновение сиреномелии связано с ранними нарушениями развития в области заднего конца первичной полоски и аллантоиса. В большинстве случаев симподия развивается лишь одна пупочная артерия, отходящая прямо от аорты и идущая к пуповине по средней линии тела. Наряду с обычным в таких случаях отсутствием развития мочевого пузыря и урахуса, нет и аллантоидных сосудов; васкуляризация плаценты осуществляется за счет сохраняющейся желточной артерии (а. omphalomesenterica). Конечности развиваются сращенными с самого начала, возможно, вследствие отсутствия тех частей, которые нормально лежат между их зачатками.

ГРУБЫЕ ДЕФЕКТЫ ВЕНТРАЛЬНЫХ СТенок ТЕЛА

Стенка тела 4—5-недельного зародыша очень тонка, состоит только из эктодермы и нежного слоя париетальной мезодермы, в которой нет еще ни мышц, ни зачатков скелета (ребер и грудины). С их появлением начиная с 6-й недели стенка тела утолщается, но до 4-го месяца ее мышечный и скелетный компоненты неполны. Вмешательство необычных факторов в эти процессы развития соматоплевры и пуповины может вести к различным дефектам стенки тела, в частности их вентральной медиальной части, где происходит окончательное сращение правой и левой сторон. Таковы стерильные расщелины с эктопией сердца или без нее, эвентрация (выпадение) брюшных внутренностей, пупочная грыжа, экстроверзия мочевого пузыря, или эписпадия, и недостаточное развитие брюшных мышц с мочевыми и другими внутренностными аномалиями.

АНОМАЛИИ РАЗВИТИЯ ОТДЕЛЬНЫХ ОРГАНОВ

Многие местные аномалии органов и тканей обусловлены задержкой развития или подавлением либо искажением развития зачатков органов на разных стадиях.

Основные типы таких нарушений:

1. Аплазия, или агенез, — отсутствие образования части, обусловленное либо невозникновением или деструкцией ее зачатка, либо отсутствием ранее образующейся части, от которой зависит ее возникновение, например агенез почки вследствие выпадения вырастающего мочеточника.

2. Гипоплазия — частичное или несовершенное образование органа или ткани.

3. Гиперплазия, чаще именуемая гипертрофией, — выростание части до избыточных размеров.

4. Выпадение сращения или закрытия частей (дисрафия) — частый способ возникновения аномалий сердца, удвоенных органов женского полового тракта, гипоспадии и колобомы.

5. Выпадение обособления или канализации частей иллюстрируется неотделением пальцев при синдактилии, отсутствием прорыва отверстий влагалища, ануса и т. п.

6. Сохранение рудиментарных структур, которые обычно исчезают, например *ductus thyreoglossus*, *d. vitello-intestinalis* и др.

7. Умножение (мультипликация) частей — обусловлено возникновением более чем одного центра органогенеза в данном органобразующем поле (избыточные конечности или пальцы, двойной мочеточник, добавочные селезенки и надпочечники).

8. Гетеротопия, эктопия — развитие органов в местах, где они нормально отсутствуют.

9. Генерализованные аномалии развития скелета.

Большое значение в акушерской и педиатрической клинике имеют аномалии развития сердца. Наиболее часты дефекты межпредсердных и межжелудочковых перегородок, стеноз или атрезия пульмонарного отверстия, смещение артериальных стволов, постоянный *truncus communis* (отсутствие аортальной перегородки) и постоянный *ductus arteriosus*, а также различные комбинации названных аномалий. Большинство аномалий строения сердца легко объясняется задержками развития, с сохранением формы эмбрионального сердца на различных стадиях или выпадением (отсутствием) некоторых частей, которые комбинируются при формировании предсердной, желудочковой и артериальных перегородок. Большинство аномалий развития сердца берет начало еще до конца второго месяца, так как формирование септ и всех главных отверстий завершается на 7-й неделе внутриутробной жизни. Овальное отверстие и *ductus arteriosus*, однако, нормально остаются открытыми вплоть до рождения; их сохранение, наряду с другими аномалиями, есть постнатальный вторичный их результат. Названные и другие пороки развития сердца приводят к нарушениям кровотока, что в свою очередь может вести к различным нарушениям развития других органов. Сердечные аномалии в значительном проценте случаев сочетаются с одной из форм идиотии — монголизмом, с аномалиями развития селезенки и других органов.

Многие аномалии развития кровеносных сосудов связаны с сохранением ранних эмбриональных сосудов, которые в норме позднее исчезают (см. гл. IX). Нарушение нормального закрытия одного русла или открытие другого может вести к крупным аномалиям в конечной форме главных сосудов, например к возникновению правосторонней или билатеральных аорт, к вариациям в способах отхождения главных ветвей от аорты, к левосторонней нижней полой вене или дупликации межпочечной части нижней полой вены. Сохранение желточных сосудов, отходящих от мезентерия к пуповине, может вызвать ущемление петель кишечника.

Постоянный *ductus arteriosus*, часто сопровождающий сердечные аномалии, может встречаться и отдельно и иногда совместим с долгой жизнью. Нормально проток закрывается активным сокращением мышечной стенки вскоре после рождения, а при слабой пролиферации нитимы — в течение последующих недель. Незакрытие протока — один из обычных результатов перенесенной матерью краснухи на ранних стадиях.

ях беременности. Встречаются аномалии развития лимфатической системы (отсутствии грудного протока, брыжеечных лимфатических узлов и др.).

Аномалии развития органов пищеварительной системы весьма разнообразны. Нередко имеет место врожденная атрезия пищевода от легкого стеноза (сужения) до полного отсутствия органа на том или ином протяжении. Эта аномалия постоянно сопровождается заболеванием, известное под названием гидрамниона, и, возможно, связана с отсутствием обычно имеющего место заглатывания плодом аминокислотической жидкости. Иногда пищевод на том или ином уровне сообщается с трахеей (трахеопищеводная фистула). Эти аномалии являются результатом нарушения нормального обособления зачатка трахеи от зачатка пищевода на протяжении 4-й и 5-й недель внутриутробного развития и связаны с аномалиями развития сосудов (сохранение правой дуги аорты или наличие аномальной правой подключичной артерии). Нередки атрезия или стеноз различных отделов кишечника, а также атрезия анального отверстия (в результате отсутствия перфорации анальной пластинки) или фистулы (сообщения) прямой кишки с различными отделами мочеполовых путей в результате нарушения разделения клоака на прямую кишку и мочеполовой синус. Иногда кишка образует дивертикулы, из которых наиболее обычны мекелев дивертикул — остающийся постоянно желточный проток (в норме редуцирующийся).

Встречается и раздвоение кишечной трубки на том или ином ее протяжении. Аномалии развития печени чаще всего представлены атрезией и стенозом желчных протоков различного калибра. Желчный пузырь может быть двойным или вовсе отсутствовать, или занимать необычное положение (внутрипеченочное, левостороннее и т. п.). При агенезе экзокринной паренхимы поджелудочной железы островковый аппарат развивается нормально.

Аномалии развития дыхательных путей и легких выражаются в стенозе и атрезии гортани и трахеи, образовании трахеальных и ларингеальных дивертикулов, в нарушении ветвления бронхов (трифуркация трахеи и т. п.) и расщепления легких на доли. Крайне редок агенез обоих легких (бывает у двойников с акардией). Агенез одного из легких нередко и совместим с хорошим здоровьем.

Весьма многообразны аномалии развития выделительных органов. Не очень редко имеет место не совместимый с жизнью обоесторонний агенез почек, намного более частый у плодов мужского, нежели женского пола. Это уродство часто сопровождается другими аномалиями, в частности деформациями нижних конечностей (вплоть до симподии), аномалиями половых органов, атрезией ануса и гипоплазией легких. В случае одностороннего агенеза почек единственная имеющаяся почка развивается до двойного размера против нормы. Эта аномалия совместима с жизнью. Почти во всех случаях соответствующие мочеточник и половина *trigoni* мочевого пузыря отсутствуют, а дериваты вольфова и мюллерова протоков, особенно их нижние части (*vas deferens*, *epididymis*, яичевод, матка и влагалище) обычно отсутствуют или недоразвиты на пораженной стороне, тогда как гонады хорошо сформированы. Аплазия зачатка мочеточника всегда связана с аплазией метанефрогенной бластемы. В случаях гипоплазии почки недоразвит и мочеточник. Все эти аномалии объединяются тем, что вращение зачатка мочеточника в метанефрогенный тяж является одним из обязательных условий (причинных факторов) разрастания и дифференцировки метанефрогенного эпителия. Имеются указания, что большие дозы хинина, принятые матерью на ранних стадиях беременности, могут нарушать вращение мочеточника в зачаток второй почки и тем препятствовать дифференцировке этого зачатка.

Разнообразны аномалии положения и формы почек и мочеточников: подковообразная почка (нижние, редко верхние концы обеих почек сращены), нередко ассиметричная; тазовое, или нижнепочечное, положение почек, появляющееся в силу отсутствия нормального смещения ее у зародыша в конце 2-го месяца из тазового в верхнепочечное положение; перекрещенная почка — при этой аномалии обе почки, сросшись друг с другом, образуют одну ассиметричную, от которой, перекрещиваясь, отходят оба мочеточника; множественные или раздваивающиеся мочеточники; сверхчисленные почки; аномально расположенные устья мочеточников, открывающиеся не в мочевой пузырь, а в простатическую часть уретры, влагалище и т. п. Аномальные почки часто снабжаются аномально развитыми кровеносными сосудами; например, ниже нормы расположенные или перекрещенные почки обычно имеют избыточные артерии, отходящие от аорты, и сверхчисленные вены. При агенезе почек отсутствуют

и соответствующие главные сосуды; их наличие в миниатюре свидетельствует, что имеет место не агенез почек, а гипоплазия или приобретенная атрофия.

Из аномалий развития половых органов наиболее важны связанные с нарушениями хромосомного и гормонального механизмов определения пола.

Первичное генетическое определение пола, происходящее в момент оплодотворения, еще не обеспечивает автоматически нормального последующего развития органов половой системы. Напротив, их рост и дифференцировка требуют определенного, строго сбалансированного снабжения гормонами, различными для обоих полов, продуцируемыми гонадами самого плода, а вероятно, также его гипофизом и надпочечниками.

У некоторых животных, в особенности у рогатого скота, в случае возникновения синхориальной сосудистой связи между двумя развивающимися в матке разнополыми плодами, мужской плод развивается нормально, тогда как развитие признаков пола у женского плода подавляется действием мужского полового гормона его партнера. Развивающаяся телка обнаруживает вторичные половые признаки, промежуточные между мужским и женским полом (ложный гермафродит — фри-мартин) и в дальнейшем оказывается бесплодной. У других животных (кошки, обезьяны), а также у человека сосудистые синхориальные связи между двумя разнополыми близнецами не приводят к возникновению фри-мартinov. Различные степени маскулинизации женского плода у млекопитающих могут быть достигнуты введением в организм матери мужского полового гормона (опыты на крысах, морских свинках и других грызунах). Труднее добиться феминизации плодов мужского пола введением женского полового гормона (эстрогена) в организм беременной самки. Кастрация эмбрионов кроликов без прерывания беременности нарушает развитие вторичных половых признаков только в том случае, если она проведена раньше 24-го дня внутриутробного развития; при этом наблюдаются: гипоплазия дериватов вольфова канала и пениса у самцов, если операция проведена на 21—22-й день; отсутствие предстательной железы и vas deferens при операции на 19-й день; образование почти нормальных женских половых путей и наружных половых органов женского типа. Это — прямое доказательство того, что инкреторная функция семенников плода стимулирует развитие мужских признаков и подавляет развитие женских. Кастрация плодов женского пола на 19-й день не оказывает влияния на последующее развитие женских половых органов или на исчезновение вольфова протока. Таким образом, у кастратов обоего пола, как у нормальных самок, вольфовы протоки редуцируются, а мюллеровы сохраняются и развиваются. Следовательно, инкреторная деятельность семенников плода существенна для развития признаков мужского пола (моногогормонная теория), однако эти эксперименты не доказывают, что яичник плода лишен инкреторной активности.

У человека мужские псевдогермафродиты, т. е. лица генетически мужского пола, чьи внутренние и наружные половые органы феминизированы в той или иной степени, более обычны, чем женские псевдогермафродиты, т. е. маскулинизированные лица генетически женского пола. Нередко эта аномалия имеет наследственный характер, проявляясь у братьев или в ряде последовательных поколений. Различны несколько типов псевдогермафродитов. «Классический» тип имеет нормальный рост, женские наружные гениталии, женский облик и грудь, слепое влагалище, матки отсутствуют или rudimentарны, семенники нередко интраабдоминальны (не опущены в мошонку). Хромосомный пол мужской. Такие лица нередко считаются за нормальных женщин, пока первичная аменорея (отсутствие менструаций) не привлечет внимания к их состоянию.

Пациенты с синдромом Турнера, внешне похожие на инфантильных девочек с некоторой степенью карликовости, инфантильными наружными гениталиями, неразвитыми грудями и первичной аменореей, часто лишены гонад или имеют только их маленькие рудименты в положении, характерном для яичников («овариальный агенез»). Однако во многих случаях турнеровского синдрома имеет место коарктация аорты — аномалия более обычная у лиц мужского, чем женского пола. Исследование полового хроматина и хромосом показало, что большинство субъектов с синдромом Турнера имеет генетически мужской пол. Очевидно, в этих случаях имеет место агенез или ранняя (еще у зародыша) атрофия семенников. Это — крайняя степень мужского псевдогермафродитизма.

Всегда обычны значительно более слабые степени мужского псевдогермафродитизма, выражающиеся в гипоспадии. Это — результат неполного сращения уретральных складок на нижней поверхности полового бугорка, т. е. как бы задержка развития наружных половых органов на стадии, характерной для женского пола. Гипоспадия могут быть частичными либо полными, с продольной щелью вдоль всей нижней поверхности пениса. Если расщелина распространяется и на мошонку, то в одних случаях семенники опущены в нее, и это указывает на истинный пол; в других случаях семенники остаются в брюшной полости, и такой ребенок может быть ошибочно принят за девочку с атрезией влагалища. Как и в случае более крайних форм мужского псевдогермафродитизма, склонность к гипоспадии может быть семейной или наследственной.

Псевдогермафродитизм у лиц генетически женского пола редок и в большинстве случаев обусловлен гиперплазией, реже опухолевым ростом, коры надпочечников плода (врожденный адренальный вирилизм). Резко усиленная выработка андрогенов (мужского полового гормона) корой надпочечников, начиная с 3-го месяца внутриутробного развития, вызывает у плода женского пола ложный гермафродитизм, а у плода мужского пола — *masculinization in utero* (преждевременное увеличение половых органов). У женщин в этих случаях влагалище и уретра аномальны, оба открываются в сохраняющийся мочеполевой синус. Клитор увеличен, наружные половые органы напоминают таковые у лиц мужского пола с гипоспадией. Яйцеволды и матка развиты обычно нормально, несомненно потому, что их эмбриональное формирование имеет место раньше, чем формирование наружных половых органов, и успевает продвинуться раньше, чем начнется избыточная адреналовая инкретия. Сверхпродукция андрогенов продолжается и после рождения, избыточные количества 17-кетостероидов экскретируются с мочой. Это — важный тест для отличия случаев псевдогермафродитизма, обусловленных гиперфункцией надпочечников, от иных форм. Распознавание подобных случаев у новорожденных важно потому, что солевой обмен таких больных может быть также нарушен, что нередко приводит к смертельному исходу. Лечение врожденного адреналового вирилизма введением кортизона приводит к падению содержания 17-кетостероидов до нормы, к развитию груди и женского habitus, началу овариального цикла и менструаций.

Истинный гермафродитизм у позвоночных и человека редок и выражается в наличии у одной и той же особи гонад (или участков гонад) обоего пола. В отличие от истинного гермафродитизма у многих растений и некоторых беспозвоночных животных, у которых он является нормой и совместим с выработкой полноценных гамет обоего пола, у позвоночных и человека гонады обоих полов, развивающиеся у одной и той же особи, угнетают развитие друг друга и потому остаются стерильными. Известны немногие случаи такого истинного (но не совместимого с размножением) гермафродитизма у человека. Иногда на одной стороне развивается семенник, на другой — яичник; остальные половые органы соответственно тоже неодинаковы справа и слева. В других случаях одна из гонад или обе могут быть смешанными (*ovo-testis*): один участок гонады по строению представляет семенник, другой — яичник. Такие лица подлежат оперативному лечению: у них должна быть оставлена только та гонада (или часть гонады), которая соответствует генетическому полу, определяемому на основании исследования полового хроматина. Только в таких случаях может развиваться нормальная воспроизводительная функция.

Из других аномалий развития половых органов отметим агенез яичников, приводящий к первичной аменорее (т. е. отсутствию менструаций) и инфантильному недоразвитию гениталий. Нередки случаи вро-

денной гипоплазии гонад (иногда это семейная особенность), приводящей к развитию евнухоидного облика и ослабленной в той или иной степени половой функции.

Различные случаи частичного или полного удвоения матки и влагалища (двурогая матка, двойная матка, двойное влагалище и т. д.) обусловлены задержкой сращения каудальных отделов мюллеровых каналов; оставаясь парными, эти отделы, соответственно, образуют парные женские половые пути. Нередко встречается также неперфорированная девственная плева, а в более крайних случаях и атрезия влагалища, в результате отсутствия канализации каудального отдела мюллеровых каналов. Часто эти аномалии сочетаются с другими, например с атрезией ануса, с аномальным отверствием матки в нижние половые пути или даже в прямую кишку.

Из частных поражений нервной системы и органов чувств нередко микрэнцефалия (недоразвитие, малые размеры головного мозга) и микрогирия (слабое развитие мозговых извилин) в некоторых случаях идиотии, связанных с задержкой развития мозга; порэнцефалия; агенез мозолистого тела (последняя аномалия у мышей имеет наследственную основу); микрофтальмия (недоразвитие в той или иной степени одного, у цыплят чаще левого, или обоих глаз, вплоть до анофтальмии — полного их отсутствия); у человека микрофтальмия нередко сопровождается врожденной колобомой (складчатостью) сетчатки.

Нередки врожденные аномалии произвольных мышц — агенез отдельных мышц (например, отсутствие трапецевидной мышцы, дефекты диафрагмы и др.). Врожденная деформирующая миодистрофия выражается в значительной гипоплазии многих мышц, приводящей к деформациям конечностей.

Резко выражены уродства конечностей — вплоть до амелии (отсутствия конечностей), дубликации конечностей или их частей, или отдельных костей в результате возникновения избыточных организационных центров в пределах эмбрионального поля закладки конечности. Наиболее часто встречаются различные формы полидактилии (развитие избыточных пальцев).

Особую группу аномалий составляют сохраняющиеся иногда пожизненно, в норме временные, эмбриональные органы. Причиной возникновения таких аномалий является выпадение или задержка процессов редукции этих органов. Сюда относятся наличие остатков эпителиальной зубной пластинки в окружающих зуб тканях, а также рудиментов гертвиговского слоя эмалевых органов. Эти остатки эмбриональных образований, разрастаясь, могут давать начало эпителиальным кистам, а иногда опухолям (адамантинома, плоскоклеточный рак и др.). Довольно часто (у трети обследованных) сохраняется около передней доли гипофиза остаток стебелька, соединявшего карман Ратке с эпителием ротовой полости, а также остатки полости кармана Ратке в виде щели между передней и промежуточной долями. Эпителий этих рудиментов может дать начало кистам и опухолям. Рудименты жаберных щелей, в норме исчезающие уже у зародыша, могут в результате неполной редукции дать начало кистам, выстланным многослойным плоским или многоядным мерцательным эпителием, иногда со слизистыми или смешанными железами. Кисты могут быть связаны эпителиальной ножкой с эпидермисом шейной области. Опухоли бранхиальных цист очень редки. Если ножка кисты пронизана каналом, то полость кисты сообщается с наружной средой, и, следовательно, мы имеем дело с наружным синусом. Реже обнаруживаются внутренние синусы — рудименты жаберных карманов, с каналом, открывающимся в полость глотки. Как

известно, в норме у зародышей человека не происходит прорыва жаберных щелей в жаберные карманы. Если, однако, такой процесс произойдет (как это имеет место в норме у зародышей рыб, амфибий), то возникают брахиальные фистулы. Если брахиальные кисты и синусы обычно встречаются на одной стороне шеи, то фистулы чаще билатеральны и иногда их появление является семейной особенностью. Эпителиальные кисты могут возникать и за счет сохранения эпителия 3-й или 4-й пар жаберных карманов, являющегося источником развития зубной и околощитовидных желез. Такие кисты рассматриваются как рудименты протоков этих желез. Проток щитовидной железы (*ductus thyroglossus*), который в норме облитерируется, может давать начало эпителиальным кистам. Иногда *foramen saecum* продолжается в рудимент этого протока — *ductus lingualis*.

Иногда в детстве возникает соединение упомянутых цист с поверхностью кожи посредством вторично появляющихся каналов — развиваются синусы, подлежащие оперативному вмешательству. В ряде случаев кретинизма отмечается аномальное положение части видоизмененной паренхимы щитовидной железы в толще основания языка.

В 1—2% случаев на вскрытиях (у лиц мужского пола втрое-вчетверо чаще, чем у женского) обнаруживается меккелев дивертикул — рудимент проксимальной части желчного протока, отходящий от тонкой кишки и выстланный слизистой оболочкой кишечного типа, иногда с прилегающими островками панкреатической паренхимы. Меккелев дивертикул может быть слепо замкнут, реже открывается фистулой на коже пупка (пупочный синус). Иногда рудимент желчного протока представлен только замкнутой эпителиальной кистой в области пупка. Дивертикул часто обнаруживают при хирургических вмешательствах, так как наличие этого рудимента нередко ведет к различным осложнениям (кровотечения от пептической язвы, перфорации язвы, воспалительные процессы, перфорация инородным телом и т. д.). Нередки и опухоли дивертикула. Другим рудиментом, часто в той или иной степени сохраняющимся и подверженным различным патологическим процессам, является уракус. Это — проксимальная часть аллантаиса, остатки которой очень часто, а может быть и постоянно, сохраняются в той или иной части пузырно-пупочной связки, особенно в ее нижней трети. Нижняя часть уракуса может сообщаться с полостью мочевого пузыря и выстлана переходным эпителием. Иногда от нее остаются лишь небольшие выстланные эпителием кисты. Уракус может давать начало пупочным фистулам мочевого пузыря, пупочным синусам, кистам и опухолям.

Ткань хорды, которая после образования позвоночника подвергается редукции и сохраняется лишь в виде *nuclei pulposi*, может вследствие неполной редукции, чаще всего в сфено-окципитальной и крестцово-копчиковой областях, образовывать избыточные разрастания. Если такие разрастания хордальной ткани выдаются за пределы позвоночника и, например, вдаются в полость черепа, они обозначаются как экхордозы. В тех же отделах позвоночника, особенно в крестцово-копчиковом, и гораздо реже в шейном, грудном или поясничном, ткань хорды может образовывать специфические опухоли — хордомы.

Нередко встречается аномальное развитие различных структур хвостовой области зародыша. Каудальный конец нервной трубки, хорды и мезодермы до завершения образования сомитов имеет характер малодифференцированной клеточной массы, представляющей собой генезовский узелок и разрастающийся в виде конической хвостовой почки. В течение 6-й недели у зародыша длиной 12 мм зачаток хвоста достигает наибольшего развития, достигая 1 мм в длину. Он содержит 10—12 сегментов и непостоянную каудальную часть нервной трубки, из которой возникает 4 или более пары посткокцигеальных нервов, а также трубчатые или плотные остатки постанального отдела кишки. В течение 7-й и 8-й недель хвост редуктируется. Он становится короче, тоньше и поворачивается дорсально. Копчиковые сегменты редуктируются до 4—5. Остатки постанальной кишки исчезают. Каудальный отдел нервной трубки сморщивается и искривляется, посткокцигеальные нервы исчезают. Иногда в редуктирующемся хвосте у 8—9-недельных зародышей обнаруживаются дупликация спинного мозга и его центрального канала, обособление частей просвета в форме пузырьков, возникновение вторичного заднего нейропора и другие неправильности. У 3-месячного зародыша человека выступающего хвоста уже нет, и его место отмечает лишь малейшая ямка. Начиная с этого момента копчиковый конец спинного мозга смещается все более краниально; на 6-й месяц он приходится на уровне I крестцового сегмента, а к рождению — на уровне III поясничного позвонка. Однако остаток копчиковой или каудальной части нервной трубки может оставаться под кожей постанальной ямки над

концом копчика в виде полости, выстланной эпидимой. Поканальная ямка соответствует месту закрытия бывшего заднего нейропора. Ямка и кокцигеальный рудимент связаны с терминальным конусом спинного мозга посредством *filum terminale*, которая также может содержать изолированные группы эпидимных клеток. Сам копчик представляет рудиментарную структуру, соответствующую базальным хвостовым позвонкам млекопитающих, снабженных хвостом. Центры их окостенения появляются с задержанием, первый — на первом году жизни, а 4-й — примерно на 25-м году. Количество сохраняющихся сегментов подвержено большим вариациям (3, 4, 5). Тело первого копчикового позвонка может сливаться с крестцом. Вентральные копчики могут иметься маленькие костные узелки, соответствующие шевроновым костям гемальных дуг хвостовых позвонков животных, снабженных хвостом. С ними могут быть связаны и рудиментарные хвостовые мышцы.

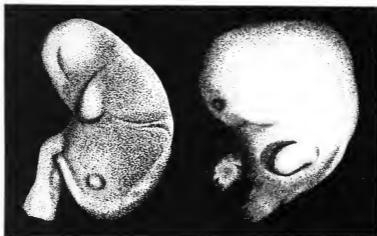


Рис. 118. «Цилиндрические» зародыши человека (из Паттена).

В хвостовой области встречаются разнообразные аномалии. Часть образований, описанных в свое время как «хвост», представляет собой в действительности жировые выросты — липомы, крестцово-копчиковые тератомы (см. ниже), пучки волос, связанные со *spina bifida*, и др. Наряду с этим встречаются и случаи сохранения истинного хвоста. Чаще рудименты хвоста состоят только из мягких тканей, реже содержат кость или хрящ или остатки хордальной ткани. К числу аномалий этой области принадлежат также врожденные поканальные свищусы — рудименты каудального отдела нервной трубки в месте ее прикрепления к коже зародыша (в области поканальной ямки). Иногда они частично выстланы эпидимой. Рудименты каудального отдела нервной трубки иногда дают начало опухолям — глиомам. Гораздо реже встречаются эпителиальные кисты, происходящие из остатков поканальной части кишки.

При редукции вольфова тела и вольфова канала у плодов женского пола, а также мюллерова канала у плодов мужского пола, как правило, остаются незначительные рудименты некоторых отделов этих образований. Эпифорон (рудимент паравариальной части вольфова канала) иногда дает начало паравариальным кистам. Кисты возникают и за счет рудиментарных канальцев яичниковой сети. Редкие кисты, происходящие из гартнерова канала (каудальный остаток вольфова канала, тянущийся иногда вдоль матки и влагалища), встречаются в толще широкой связки, параметрии или стенке влагалища. Опухоли рудиментов вольфова тела и вольфова канала очень редки.

В общем, чем на более ранних стадиях возникает то или иное нарушение развития, тем сильнее оно сказывается на дефинитивном строении организма. В ряде случаев в результате коренных нарушений в закладке осевого комплекса зачатков получают так называемые «цилиндрические» (рис. 118) и узелковые уродства.

Отдельные клетки или группы клеток тех или иных эмбриональных зачатков, в том числе полового зачатка (гонобласта), смещаясь в не-

обычное положение в теле зародыша, могут в дальнейшем дать начало дифференцированным тканям и органам в необычных для нормального организма местах (гетеротопные органы и ткани) и в необычных комбинациях (гамартомы). Если в тех или иных зачатках или группах клеток в их составе возникают характерные для опухолей извращения обмена веществ и клеточные комплексы приобретают тенденцию к неупорядоченному и неограниченному росту, то возникают эмбриональные опухоли различных видов — простые (состоящие из одной ткани, претерпевшей опухолевое изменение — катаплазию) или смешанные (состоящие из двух или более таких тканей). Эти эмбриональные опухолевые ткани возникают из соответствующих нормальных тканей данного органа. Если же опухоли состоят из самых различных, не свойственных данному органу или участку организма тканей или даже из небольших органов, возникших в результате местного нарушения детерминационных процессов из клеточного материала эмбриональных зачатков, то такие опухоли обозначаются как тератомы.

Из сказанного видно, что многие аномалии строения (тканевого состава) органов ребенка или взрослого организма, а также некоторые виды опухолей являются результатом нарушения нормальных соотношений между эмбриональными зачатками на ранних стадиях развития зародышей (так называемые дизэмбриогенезы — нарушения топографии, корреляции или детерминации тех или иных эмбриональных зачатков).

ГЕТЕРОТОПНЫЕ ОРГАНЫ И ТКАНИ

Гетеротопия, или эктопия, органов и тканей означает их развитие в необычных местах. Сверхчисленные, или добавочные, органы могут возникать в результате множественности организационных центров в органообразующем поле, обычно более протяженном, чем таковое definitive главного органа. Такие добавочные тканевые фокусы, хотя часто бывают в тесном соседстве с главным органом, неизбежно более или менее аберранты, как, например, добавочные селезенки или надпочечники. Смещение добавочного органа к участку, более или менее удаленному от места его происхождения, может возникнуть вследствие формообразовательных движений соседних структур; например, добавочная селезенка или надпочечник могут опуститься в таз или в мошонку при опущении гонады. Дислокация части зачатка органа также может иметь место, изолированные части образуют кисты или плотные массы в какой-либо соседней части: например, обособленные кожные, желудочно-кишечные или дыхательные кисты в груди, кишечные кисты в мезентерии и т. п. Гетероплазия, или аномальная дифференцировка, тканей может быть иллюстрирована дифференцировкой части слизистой оболочки пищевода или меккелева дивертикула по типу слизистой оболочки желудка, дифференцировкой хряща в гипопластической почке и встречающейся иногда дифференцировкой поперечнополосатых мышечных волокон в местах, где обычно они отсутствуют. Важно отличать гетероплазию — первичную аномальную дифференцировку развивающейся ткани — от метаплазии — вторичной, или приобретенной, дифференцировки регенерирующей или опухолевой ткани взрослого организма. Многие заблуждения вызваны игнорированием этого фундаментального различия.

В качестве примеров гетеротопных тканей можно привести кожные участки в составе конъюнктивы (гетероплазия конъюнктивальной эктодермы), кожные кисты и синусы в области лица (в участках, где у зародыша происходило сращение лицевых отростков и других частей — у краев орбит, кзади от углов рта и т. д.). Выстланные кожей кисты встречаются и в головном и спинном мозге, их оболочках, в черепе и позвоночном канале. «Дермоидные» (выстланные эпителием кожного типа) кисты в брыжейке и брюшных внутренностях, по-видимому, относятся к тератомам. Сверхчисленные органы представлены избыточными зубами, сосками (иногда грудями) и др.

Нередко развивается гетеротопная тиреоидная паренхима (в средостении, перикарде, иногда даже в стенке сердца, трахеи или гортани) из сместившихся участков эпителиальной выстилки передней кишки зародыша. Смещаться в необычное положение могут и участки паренхимы околотитовидных желез и тимуса.

Массы бронхиальной и легочной паренхимы, отделившиеся в процессе развития от своей первоначальной связи с бронхиальным деревом, могут быть внутридольковыми или внедольковыми, или полностью отделенными от легкого в форме медиасты-

нальной кисты. В подслизистой оболочке пищевода, или кнаружи от его мышечной оболочки, или в средостении могут находиться кисты, выстланные многослойным плоским или многорядным, иногда мерцательным эпителием, отделавшимся в ходе развития от выстилки пищевода. Кисты, выстланные слизистой оболочкой желудочного типа, могут встречаться в различных отделах пищеварительной трубки — пищеводе, желудке, а также в мезентерии, салнике и т. п. То же относится и к кистам, выстланным слизистой оболочкой кишечного типа. Весьма обычны аберрантные поджелудочные железы, часто с хорошо дифференцированными островками Лангерганса, локализованные в стенке желудка, кишки, в мезентерии, межелюбковой дивертикуле, желточном пузыре, медиастинальных и абдоминальных кистах, селезенке. Во всех этих случаях паренхимы железы развивается путем гетеропластической дифференцировки участков энтодермы, которые обычно не образуют этой паренхимы.

Эпителиальные кисты или плотные разрастания, возникшие из обособившегося участка эпителиальной выстилки передней кишки, неоднократно встречались в стенке сердца, чаще всего в межпредсердной или межжелудочковой перегородке. Эпителиальные кисты энтодермального происхождения находили и в таком чисто соединительнотканном органе, как селезенка.

Иногда селезенка представлена не как единый орган, а в виде множественных узелков (spleniculi). Чаще такие добавочные селезеночки находят не вместо, а наряду с основной селезенкой. В некоторых случаях часть селезенки, срастаясь с гонойдой, претерпевала вместе с ней опущение в соответствующую, в зависимости от пола, область.

Добавочные надпочечники, расположенные в соседстве с главными, в почках или по соседству с половыми путями, — один из наиболее обычных гетеротопных органов и тканей. За исключением расположенных ретроперитонеально в верхней области брюшной полости, они редко содержат мозговое вещество и состоят только из коркового. Ретроперитонеальные добавочные надпочечники (органы Цуккеркандля) состоят из хромоафинной ткани и встречаются столь постоянно, особенно у плодов и детей, что должны рассматриваться как нормальные, а не гетеротопные образования. Очень часто встречаются и узелки адреналовой коры, с мозговым веществом или без него, особенно в солнечном сплетении или вокруг него.

Избыточные семенники (полиорхидизм) с общим придатком и его протоком представляют редкую аномалию. Напротив, крипторхизм, возникающий в результате неопущения семенника (или семенников) в мошонку, довольно обычен. Реже семенник бывает смещен в промежуток или бедро.

Иногда в оболочках спинного и головного мозга находят изолированные от мозга гетеротопные массы мозговой ткани, например, мозговой коры на уровне варолиева моста. Чаще это просто разрастания мозговой глии. Нейроглиальные массы изредка встречаются в основании носа или в крыше его полости в виде полипов («назальные глиомы», обычно не обнаруживающие опухолевого роста), в легких и т. п.

Гетеротопное образование хряща и кости встречается в различных органах, в особенности в почках. Гетеротопная поперечнополосатая мышечная ткань может дифференцироваться в щитовидной и предстательной железе, почке, иногда в черепной полости и т. п.

ГАМАРТОМЫ.

Под гамартомами (от греч. hamartoma — ошибочный) подразумевают опухолеобразные, но первоначально не неопластические, врожденные или развивающиеся вскоре после рождения аномалии тканевого развития, характеризующиеся ненормальной смесью местных тканей с тканями, чужеродными для данной части. Гамартомы иногда имеют тенденцию давать начало истинным опухолям. К гамартомам относятся большинство гемангиом, которые не являются истинными опухолями (например, вишневые пятна на туловище, ногах или лице, представляющие густое сплетение кровеносных сосудов, в том числе капилляров, кавернозных полостей и др.). Такие гемангиомы встречаются и в скелетных мышцах, костях, нервной системе, внутренностях и т. д. Сюда же относятся и лимфангиомы — аналогичные разрастания лимфатических сосудов. Примерами гамартом являются также множественные экзостозы (беспорядочные костные разрастания) и энхондрозы (разрастания хрящевой ткани), фиброзная остеодистрофия — нарушение остеогенеза с опухолеобразным разрастанием фиброзной ткани в составе кости как органа, жировые гамартомы (врожденные липомы) — избыточные массы жировой ткани в различных местах тела, например на шее, веках, во внутренних органах — сердце, печени и т. д. Нередко такие липомы состоят из «бурого жира», характерного для плодов. Опухолеподобные разрастания шванновской нейроглии в составе нервов получили название нейрофиброматоза. Такие пораженные участки имеют предрасположение к образованию истинных опухолей — нейрилемом, нейрофибром и нейрогенных сарком. Около четверти всех случаев нейрофиброматоза обнаруживает определенную связь с семейной наследственностью. К аномальным разрастаниям нейроглии относится и туберозный склероз, поражающий

различные участки мозга, сетчатки глаза, кожи, внутренних и периферических нервов. Гамартомами являются и меланотические «родимые» пятна» (naevi) — участки кожи, в которых пигментирован эпидермис, а в соединительной ткани обнаруживаются отделившиеся от эпидермиса кучки клеток с пигментом или без него (клетки родимых пятен). Существует предположение о нейральном (из ганглиозной пластинки) происхождении этих клеток, как и обычных меланобластов, дающих им начало (в отношении млекопитающих и человека последнее не доказано). Близки к кожным родимым пятнам пигментные пятна цианного тела, радужины, а также меланоз (скопления пигмента) мозговых оболочек. За гамартумы следует считать также аномальные разрастания саленных и потовых желез, например в коже головы, полипы слизистых оболочек и др. Будучи врожденными нарушениями обмена, гамартумы имеют тенденцию к задержке развития, нередко становясь морфологически заметными только в детстве, юности или даже в зрелом возрасте.

ЭМБРИОНАЛЬНЫЕ ОПУХОЛИ

Истинными эмбриональными опухолями следует считать опухоли, возникающие в течение эмбрионального, фетального или раннего постнатального развития, возникающие из того или иного еще не зрелого зачатка органа или ткани. Если в образовании опухоли принимает участие более чем одна ткань, такие эмбриональные опухоли называются смешанными. К эмбриональным опухолям относятся симпатическая нейробластома, или ганглионеврома (развивается в симпатических ганглиях и мозговом веществе надпочечника), медуллобластома (развивается, по-видимому, из незрелой ткани центральной нервной системы, например в зернистом слое мозжечка и др.), ретинобластома (поражает сетчатку развивающегося глаза), нефробластома (смешанная опухоль, включающая эпителиальные структуры, развивающиеся из почечного эпителия, и структуры соединительнотканного происхождения), гепатобластома (поражает паренхиму эмбриональной печени; в случае смешанной опухоли, кроме железистых элементов, содержит кость, хрящ, поперечнополосатую мышечную ткань), эмбриональные саркомы и др. Эмбриональные опухоли могут возникать в результате извращения обмена веществ зародыша и способны метастазировать (метастазы — небольшие частицы опухоли, иногда всего лишь из немногих клеток, заносимые током крови или лимфы в другие участки тела и там дающие начало новым очагам опухолевого роста).

ТЕРАТОМЫ

От обычных опухолей следует отличать тератомы — опухоли, построенные из различных тканей, чужеродных для той части организма, в которой они разрастаются. Обычными компонентами тератом являются участки зрелой или незрелой кожи, зубы, ткань центральной нервной системы, участки дыхательной или пищеварительной слизистых оболочек и желез в составе яичника, семенника, средостения, ретроперитонеума, пресакральной и копчиковой областей. Иногда в составе тератом, наряду с такими высокодифференцированными частями, как волосы, нейроны, поперечнополосатые мышечные волокна и т. п., обнаруживаются участки, находящиеся на очень низком уровне дифференцировки и напоминающие уродливых неполноценно сформированных зародышей или их отдельные части — желточный мешок, бластодиск, аллантоис и т. п. Однако трактовка таких тератом как уродливо развивающихся зародышей («эмбриомы») разделяется далеко не всеми патологами и эмбриологами.

У птиц (петухов) удается получать тератомы в семенниках путем введения солей цинка или меди (Л. И. Фалин, 1946). В этом случае омпипотентные (т. е. имеющие универсальные потенции к образованию организмов со всеми их органами и тканями) первичные половые клетки, сохраняющиеся в некотором количестве в семенных канальцах, в силу извращения обмена веществ и, в частности, белкового синтеза начинают дифференцироваться в отдельные высокоспециализированные тканевые элементы — нейроны, поперечнополосатые мышечные волокна, участки костной ткани, а также в отдельные небольшие органы, например волосы.

АНОМАЛИИ РАЗВИТИЯ ХОРИОНА

Плодные оболочки в общем более устойчивы к повреждающим воздействиям, чем сам зародыш. Поэтому бывает так, что зародыш погиб и рассосался, а хорион продолжает некоторое время разрастаться в слизистой оболочке матки. Так могут возникать «пустые» плодные пузыри. Состояние плодных оболочек имеет большое значение для нормального развития самого зародыша. Патологические нарушения развития плод-

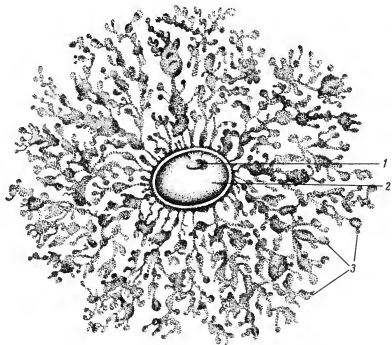


Рис. 119. Пузырный занос (схема по Бумму, из Беннга).
1 — погибший зародыш; 2 — плодный пузырь; 3 — ворсинки хориона.

ного пузыря получили название «заносов». Типичным представителем этой группы аномалий развития является так называемый пузырный занос (рис. 119), при котором ворсинки хориона, усиленно разрастаясь, приобретают вид, напоминающий гроздь винограда. Разрастания хориона в тканях слизистой оболочки матки могут приобрести злокачественный характер (особая группа опухолей — хорионэпителиомы).

ФАКТОРЫ, НАРУШАЮЩИЕ НОРМАЛЬНЫЙ ХОД РАЗВИТИЯ

Факторами, нарушающими нормальный ход развития на ранних стадиях, могут быть перезревание половых клеток к моменту оплодотворения, нарушения обмена веществ материнского организма, местные патологические процессы в слизистой оболочке матки, недостаток снабжения зародыша кислородом (гипоксия), попадание в кровь тех или иных вредных для зародыша веществ (алкоголь, некоторые лекарственные вещества), токсические воздействия при различных инфекционных

заболеваниях (сильные нарушения развития зародыша вызывают, например, вирусы краснухи, гриппа и др.).

Для развития теплокровных (точнее, гомойотермных, т. е. имеющих в норме постоянную температуру тела) животных и человека большое значение имеет температурный режим. Опытами П. Г. Светлова и Г. Ф. Корсаковой (1954) показано, что длительные перегревы материнского организма (а тем самым зародышей и плодов) у беременных крыс приводят к различному рода аномалиям развития. Характерно, что возникновение уродств в результате перегревания резко усиливается

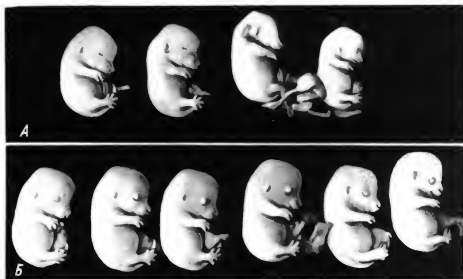


Рис. 120. Действие перегрева материнского организма на развитие зародышей у крыс (по П. Г. Светлову и Г. Ф. Корсаковой).

А — зародыши из левого денервированного рога матки (аномалии развития глаз и челюстей, общее сильное отставание роста); Б — зародыши из правого контрольного (не денервированного) рога матки. Аномалии развития и отставание роста слабее выражены.

при денервации матки (рис. 120). Это подчеркивает характерную для млекопитающих тесную взаимосвязь зародышей и материнского организма и большую зависимость нормального (либо атипичного) развития зародышей от состояния организма матери.

Одним из мощных факторов, особенно сильно действующих именно на ранних зародышей, является ионизирующее излучение (например, рентгеновы лучи). Разные дозы рентгеновых лучей вызывают различную степень нарушения развития и различные формы уродств (рис. 121). Кроме того, необходимо иметь в виду, что проникающая радиация обладает даже в малых дозах, не вызывающих патологических сдвигов в организме, мутагенным воздействием на половые клетки, развивающиеся в гонадах. Из половых клеток, подвергшихся облучению, развиваются организмы с различными видами наследственных уродств (мутации), поскольку в результате облучения прежде всего стойко поражается ядерный (хромосомный) аппарат клетки.

В разные периоды своего развития зародыш обнаруживает неодинаковую чувствительность к повреждающим факторам среды. Периоды наибольшей чувствительности к тем или иным воздействиям получили

название критических периодов развития. Критические периоды чувствительности по отношению к разным воздействиям могут не совпадать: когда зародыш наиболее чувствителен к какой-либо группе повреждающих факторов, он может быть устойчив по отношению к другим воздействиям. Кроме того, у разных животных в зависимости от особенностей их эмбрионального развития критические периоды могут приходиться на разные стадии онтогенеза. Так, у низших позвоночных обнаруживается особенная чувствительность по отношению ко многим повреждающим агентам на стадиях гастрюляции и нейруляции. У млекопитающих и человека в связи с их внутриутробным развитием критические периоды, по П. Г. Светлову, падают на стадию имплантации (у чело-



Рис. 121. Действие ионизирующей радиации на эмбриональное развитие крыс (по П. Г. Светлову).

А — 17-дневный зародыш крысы, мать которого была подвергнута действию лучей Рентгена (доза 200 р) на 10-й день беременности. Сильное поражение переднего мозга, имеющего вид хоботкообразного отростка. Челюстные отростки широко расставлены (не срослись). Общее отставание в росте; Б — нормальный зародыш того же возраста необлученной беременной крысы.

века конец 1-й и начало 2-й недели внутриутробного развития) и на стадии плацентации (у человека 3—6-я недели беременности).

По отношению к ионизирующему излучению те или иные эмбриональные зачатки становятся особенно чувствительными тогда, когда их клеточный материал находится в процессе дифференцировки. Например, 8-дневные зародыши крыс мало чувствительны к радиации, так как их клеточный материал еще не вступил в период интенсивной дифференцировки. Чувствительность крысиных зародышей к проникающей радиации (рентгеновым лучам) резко возрастает на 9-й день развития, когда начинается дифференцировка зародышевых листков. При развитии клеточных элементов нервной трубки наименее чувствительны к радиации исходные малодифференцированные клетки — медуллобласты и, в особенности, зрелые, дифференцированные нейроны. Наиболее чувствительны нейробласты и молодые, незрелые нейроны, находящиеся на разных стадиях дифференцировки. Клетки эмбриональных зачатков значительно чувствительнее к радиации, чем тканевые клетки, например чем рано специализирующиеся ткани хориона и других плодных оболочек. Последние могут переживать и разрастаться спустя долгое время после гибели самого зародыша (разумеется, если доза облучения не оказалась смертельной для материнского организма).

В последнее десятилетие удалось выяснить наследственную природу многих врожденных заболеваний, поскольку установлены сопутствующие им совершенно определенные нарушения хромосомного аппарата клеток. Так, например, болезнь Дауна (монголоидный идиотизм, сопровождаемый пороками развития мозга и сердца) связана с наличием избыточной, третьей хромосомы в XXII паре хромосом (в результате неправильного расхождения хромосом при мейозе у одного из родителей и образования гамет с двумя хромосомами XXII пары). Частота рождения детей с болезнью (синдромом) Дауна повышается с увеличением возраста матери. Нарушения во многих других парах хромосом не совместимы с жизнью, зародыши с такими нарушениями погибают на очень ранних стадиях развития. О некоторых заболеваниях, связанных с нарушением нормального набора половых хромосом, говорилось в разделе об определении пола (см. гл. I).

Экспериментальная эмбриология в содружестве с генетикой позволяет успешно объяснить происхождение большинства известных уродств и аномалий развития действием вполне конкретных материнских причин и условий на определенных стадиях онтогенеза.

ВЗАИМООТНОШЕНИЕ ИНДИВИДУАЛЬНОГО И ИСТОРИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ ОРГАНИЗМОВ

Передовая материалистическая биология рассматривает изменения индивидуального развития организмов под воздействием условий существования как важнейший и могучий рычаг исторического развития организмов, переделки их природы в ряду поколений. Вместе с тем само индивидуальное развитие организма животного или растения она рассматривает как продукт филогенетической истории, как процесс, сложившийся исторически в ходе эволюции или искусственного отбора, проводимого человеком. Таким образом, материалистическая биология исходит из признания теснейшей взаимообусловленности индивидуального и исторического развития. Напротив, многие представители метафизической биологии занимаются изучением индивидуального развития самого по себе, в отрыве от филогенетической истории организмов, а органическую эволюцию считают в свою очередь не зависящей от изменений, приобретаемых организмами в течение их индивидуальной жизни, под воздействием внешних условий. В свете этих двух, непримиримо противостоящих друг другу концепций — диалектико-материалистической и метафизической, идеалистической, — совершенно по-разному решаются и специальные эмбриологические вопросы о природе зародышевых листков, о рекапитуляциях (повторениях признаков предков у зародышей потомков) и т. д.

Вот почему в заключение очерка эмбриологии необходимо специально рассмотреть проблему взаимоотношения между индивидуальным и историческим развитием (взяв ее специально с эмбриологической стороны) и начать это рассмотрение с краткой истории вопроса.

В XVIII столетии, когда в биологии еще не было представления об эволюции, об историческом развитии организмов, естественно, не могло быть и представлений о взаимоотношении между индивидуальным и историческим развитием. В те времена была широко распространена идея «лестницы живых существ», согласно которой все современные организмы располагаются в один ряд по возрастающей сложности их организации. В этом восходящем ряде современных живых существ усматривали отражение общей идеи (принципа) восхождения от низшего к высшему, и только. Ряд биологов склонен был видеть известный параллелизм (сходство) между этим рядом усложнения организации существующих в природе взрослых форм и рядом последовательных ступеней усложнения, проходимых организмом в течение его индивидуального развития. То и другое явление рассматривались как два проявления одной и той же общей идеи, лежащей в основе всей природы. Ясно, что идея «лестницы живых существ» и «параллелизма» не имела ничего общего с идеей развития и была по самой своей сути идеалистической.

В начале XIX столетия идея «лестницы живых существ» была подвергнута критике сторонниками новой теории типов: в области сравнительной анатомии и палеонтологии — знаменитым французским биологом Кювье, а в области эмбриологии — выдающимся русским ученым, петербургским академиком Карлом Максимовичем Бэр. Согласно теории типов, каждая крупная группа животного мира (типы позвоночных, членистых, червей и т. д.) характеризуется своим особым, не сравнимым с другими типами планом строения и способом индивидуального

развития. Поэтому организмы не могут быть расположены в один восходящий ряд. Уводя мысль в сторону от назревавшей в умах биологов идеи единства строения и происхождения органического мира, теория типов играла в этом отношении отрицательную, тормозящую роль в развитии биологии. В то же время разработка теории типов, при всей ее метафизичности, вела к более детальному и конкретному изучению особенностей каждой из животных групп и подготовила открытие ряда важных закономерностей индивидуального развития. В частности, К. М. Бэр (1828), изучив эмбриональное развитие представителей различных классов позвоночных, установил, что обнаруженные еще Х. И. Пандером (1817) у куриного зародыша зародышевые листки или пласты (наружный — «серозный», внутренний — «слизистый» и средний — «сосудистый», позже получившие название эктодермы, энтодермы и мезодермы)

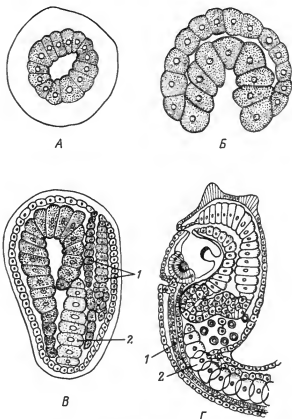


Рис. 122. Стадии эмбрионального развития асцидий (по А. О. Ковалевскому).

А — бластула; Б — инвагинационная гастрюла; В — зародыш с нервной трубкой и зачатком хорды; Г — формирующаяся в яйце личинка с вакуолизацией хордального тяжа. 1 — нервная трубка; 2 — хордальный тяж.

образуются при развитии всех позвоночных. Проследив последовательность возникновения этих листков и образования из них зачатков различных органов, Бэр показал единство плана развития всех позвоночных, что было большим шагом вперед и положило начало научной эмбриологии. Далее Бэр установил, что в процессе эмбрионального развития раньше всего обнаруживаются именно общие типовые признаки, а затем последовательно все более частные признаки класса, отряда, семейства и, наконец, рода и вида («правило Бэра»). Иначе

говоря, развитие идет «от однородного и общего к разнородному и частному». Сам Бэр пытался, отдавая дань натурфилософским веяниям своей эпохи, усматривать в этой последовательности хода развития как бы развертывание и реализацию некоей общей идеи. Однако независимо от идеалистической формы, в которую Бэр иногда облекал свои мысли, установленная им закономерность отражала важную сторону действительного положения вещей в природе. Не случайно такое большое значение этому «правилу Бэра» придавал позднее сам Дарвин, справедливо усмотревший в установленной Бэром последовательности эмбрионального развития одно из важнейших доказательств эволюции, точнее — эмбриологическое доказательство происхождения многих и разнообразных современных организмов со всеми их частными особенностями от одного или немногих общих предков. Сам же Бэр отрицал сходство зародышей высших животных и человека с какими-либо низшими взрослыми формами, подчеркивая, что в природе имеет место лишь зародышевое сходство, т. е. сходство между собой зародышей животных, относящихся к одному типу (например, зародышей всех позвоночных). Он не вкладывал в эту закономерность эволюционного содержания.

Совершенно новым содержанием наполнились факты зародышевого сходства с момента обоснования Ч. Дарвином (1859) теории исторического развития органического мира. Главу «Развитие и эмбриология» в своей книге «Происхождение видов» Дарвин начинает словами: «Это один из наиболее важных отделов естественной истории»¹. Однако во время написания «Происхождения видов» эмбриология располагала сравнительно немногочисленными фактами, что сказалось и на количестве примеров, приводимых Дарвином. Дарвин правильно предвидел, что «интерес эмбриологии значительно повысится, если мы будем видеть в зародыше более или менее затемненный образ взрослого прародителя, во взрослом или в личиночном его состоянии, всех членов одного и того же большого класса»². Действительно, появление «Происхождения видов» дало могучий толчок развертыванию эмбриологических исследований, имевших целью как получение новых фактов, обобщающих теорию эволюции («эмбриологических доказательств эволюции»), так и, в особенности, фактов, способствующих выяснению родственных взаимоотношений между животными группами и построению родословного древа животного мира. Стала быстро развиваться сравнительная эмбриология, в разработке которой первое место бесспорно принадлежит ее основоположнику, великому русскому эмбриологу Александру Онуфриевичу Ковалевскому.

А. О. Ковалевский с самого начала своей научной деятельности активно включился в разгоревшуюся в 60-х годах прошлого века борьбу за дарвинскую идею развития органического мира, поставив своей задачей разработку этой идеи в новой области — сравнительной эмбриологии, в особенности беспозвоночных животных, эмбриональное развитие которых было в то время почти неизученным. От исследования эмбрионального развития А. О. Ковалевский ожидал выяснения родственных связей между животными группами и тем самым установления конкретных путей эволюции животного мира. Об этом говорит самый выбор им объектов исследования: А. О. Ковалевский изучал преимущественно развитие групп важных или неясных в филогенетическом отношении, промежуточных форм между различными типами и классами и т. п. (ланцетник, асцидин, плеченогие и т. д.). Яснее и раньше других осознав необходимость систематических исследований в этом направлении, он сделал первый крупный вклад в дело сравнительного изучения эмбрионального развития большинства животных групп, причем, благодаря необыкновенным трудолюбию, целеустремленности и упорству сумел в короткий срок изучить развитие многочисленных представителей всех основных типов и классов многоклеточных животных. Поставив сравнительный

¹ Ч. Дарвин. Соч., т. 3, изд. АН СССР, 1939, стр. 627.

² Там же, стр. 636.

метод в эмбриологии на службу молодому эволюционному учению, А. О. Ковалевский совместно с И. И. Мечниковым превратил его в метод исторический. Таким образом, сравнительный метод, вообще говоря применявшийся в эмбриологии и до них (например Бэр), в трудах А. О. Ковалевского и И. И. Мечникова приобрел качественно новое содержание.

Главным результатом эмбриологических исследований А. О. Ковалевского является установление им единого плана в процессах эмбрионального развития всех многоклеточных животных, который является отражением генетического единства систематических групп животного мира. У ланцетника, асцидий, иглокожих, различных червей и некоторых кишечнополостных А. О. Ковалевский проследил возникновение, в результате дробления оплодотворенного яйца, стадии полого шара (названной позднее бластулой), одна половина которого, впячиваясь в другую, образует зачаток выстилки кишечника; полость, образовавшаяся в результате впячивания, превращается в кишечный просвет, а входное отверстие, суживаясь, становится у многих животных задним проходом. Таким образом, А. О. Ковалевский первый описал процесс типичной инвагинационной гастрюляции и двуслойную стадию зародыша, получившую позднее название гастрюлы. В описанной последовательности процессов А. О. Ковалевский справедливо усмотрел «основной план, по крайней мере для очень многих форм... Таким образом, первое образование зародышей у всех этих различных животных совершенно сходно, и только при дальнейших изменениях мы видим появление различий, характеризующих каждый отдельный тип»¹. В результате впячивания, по А. О. Ковалевскому, зародыш ланцетника «состоит теперь из двух слоев или зародышевых листков — внешнего и внутреннего; мы можем, таким образом, сравнить его с зачатком зародыша птичьего яйца, яйца млекопитающего и черепахи, когда они состоят еще из двух листков. Аналогия с другими позвоночными животными является, может быть, еще более значительной»².

В ряде работ А. О. Ковалевский доказал существование зародышевых листков в развитии всех многоклеточных животных — как беспозвоночных, так и позвоночных, и первый создал на основе фактов обобщение о полном соответствии зародышевых листков у всех систематических групп. Таким образом, хотя зародышевые листки у позвоночных были известны еще Пандеру и Бэру, именно А. О. Ковалевский вместе с И. И. Мечниковым является фактическим основателем теории зародышевых листков как образований, лежащих в основе единства развития всех многоклеточных. Эта теория имела глубоко прогрессивное значение, так как являлась подтверждением и конкретизацией (в области эмбриологии) дарвинского учения о генетическом единстве животного мира. Она внесла единый критерий в сравнительную оценку организации и процессов развития самых разнообразных как низших, так и высших животных форм и разрушала господствовавшие представления о будто бы принципиальных различиях в способе развития между позвоночными и беспозвоночными (а также различными типами беспозвоночных) и об отсутствии связующих форм между ними. Весьма показательным, что антидарвинисты, как старые (например, «неодарвинист» А. Вейсман), так и новые, выступали против теории зародышевых листков, всячески пытаясь доказать ее «несостоятельность».

Эмбриологические исследования А. О. Ковалевского имели выдающееся значение для решения вопроса о происхождении позвоночных и, тем самым, человека. Уже в

¹ А. О. Ковалевский. История развития *Amphioxus lanceolatus*, 1867. Избр. соч., изд. АН СССР, 1951, стр. 13—14.

² Там же, стр. 10.

своей магистерской диссертации (1865) А. О. Ковалевский, дав первое описание развития ланцетника и установив ряд черт в эмбриональном развитии этого животного, оказавшихся общими с развитием многих морских беспозвоночных, в то же время показал общие типовые признаки в развитии ланцетника и позвоночных (образование нервной трубки, хорды, жаберных щелей и т. д.). В работе «История развития простых асцидий» (1866) А. О. Ковалевский установил наличие этих же типовых признаков и при развитии асцидий (оболочники) (рис. 122) — беспозвоночных животных, которых в то время причисляли к типу «моллюскообразных». Показав далеко идущее сходство процессов развития зародыша у ланцетника (в то время считавшегося за низшее позвоночное) и асцидий, А. О. Ковалевский впервые дал доказательство родства позвоночных с определенной группой беспозвоночных, что позволило в дальнейшем разрабатывать вопрос о происхождении позвоночных от нижестоящих животных групп. Результаты своих замечательных наблюдений А. О. Ковалевский суммирует в следующих словах: «Первая особенность в развитии всех позвоночных выражается в образовании спинных валиков и замыкании их в нервную трубку. Это образование нервной системы характерно для позвоночных; ни у одного из беспозвоночных не было указано ничего подобного... Мы нашли подобное образование у асцидий и описали его... Далее, как известно, главной характерной чертой позвоночных является то, что их тело состоит из двух параллельных трубок: нижней — кишечной и верхней — нервной. То же самое мы видим и у личинок асцидий. К главным признакам позвоночных относится также наличие плотного тяжа — *chorda dorsalis*... Я думаю, что можно с полным правом сравнить как функционально, так и генетически осевой цилиндр... хвоста асцидий с *chorda dorsalis* ланцетника»¹. Данные А. О. Ковалевского послужили позднее основанием для выделения оболочников из состава моллюскообразных и соединения их, в качестве особого подтипа, с позвоночными в едином типе хордовых. Таким образом, благодаря эмбриологическим исследованиям А. О. Ковалевского не только была заполнена казавшаяся непреодолимой пропасть между позвоночными и беспозвоночными, но и — в конечном счете — обрисовался тип хордовых в его современном понимании и его положение в общей системе животного мира. Тем самым были найдены и в общих чертах прослежены корни родословной человека.

Эти и многие другие работы А. О. Ковалевского показали могущество эмбриологического метода в деле решения филогенетических вопросов, они дали неопровержимое доказательство теснейшей связи между индивидуальным и историческим развитием организмов (или их онтогенезом и филогенезом). Именно опираясь на ранние эмбриологические работы А. О. Ковалевского (1865, 1866), сразу доставившие ему мировую известность, — выдающийся прогрессивный немецкий биолог — дервинист Эрнст Геккель сформулировал так называемый «основной биогенетический закон», гласящий, что онтогенез (индивидуальное развитие) есть сокращенное и частично искаженное повторение филогении (родового, исторического развития). Геккель много сделал для защиты, пропаганды и популяризации дарвинизма. Его «основной биогенетический закон» способствовал усилению интереса к разработке эмбриологических вопросов. Однако эмбриологам очень скоро пришлось столкнуться с тем, что этот закон в той форме, в какой он был выдвинут и защищаем Геккелем, сильно упрощает действительное положение вещей. Указывая в общем правильно на существующую тесную связь между индивидуальным и историческим развитием организмов, биогенетический закон подчеркивает лишь одну сторону этой связи, а именно — зависимость индивидуального развития организмов от их родовой истории. Геккель не видел (по крайней мере, не отметил) другой не менее существенной стороны, а именно — зависимости филогенетического развития организмов от изменений хода их индивидуального развития.

Между тем, еще Дарвин в «Происхождении видов», а особенно в раннем наброске этого сочинения, написанном в 1844 г., совершенно отчетливо указал на обе эти стороны взаимосвязей между онтогенезом

¹ А. О. Ковалевский. История развития простых асцидий, 1866. Избр. соч., изд. АН СССР, 1951, стр. 57—58.

и эволюцией. Приведя ряд примеров рекапитуляции (повторения) зародышами вышших животных тех или иных признаков взрослых нижестоящих организмов (например, строение жаберных артериальных дуг у зародышей млекопитающих и птиц, сходное с имеющимся у взрослых рыб), Дарвин подчеркивает, что эти факты находят свое объяснение в истории развития животных групп. «Я думаю, — пишет он в «Очерке 1844 года», — что теория происхождения может пролить некоторый свет на эти удивительные эмбриологические факты, которые распространены в большей или меньшей степени во всем животном царстве и до некоторой степени в растительном»¹. Иначе говоря, особенности индивидуального развития организма, по Дарвину, обусловлены его родовой историей. С другой стороны, Дарвин предполагал, что сами эволюционные изменения организмов в ряду поколений обусловлены наследованием изменений, происходящих в течение индивидуального развития особей. При этом Дарвин считал, что эти изменения могут возникать на разных (как ранних, так и поздних) стадиях индивидуального развития и передаются по наследству соответствующим стадиям развития потомства. Так, он пишет: «Если, однако, мы обратимся к шелковиному червю, мы найдем, что гусеницы и коконы (соответствующие очень раннему периоду эмбриональной жизни у млекопитающих) изменяются и что эти изменения гусениц и коконов появляются снова у их потомства».

Я думаю, что этих фактов достаточно, чтобы показать, что в какой бы период жизни ни появилась какая-либо особенность (могущая наследоваться), вызвана ли она действием внешних условий в зрелом возрасте или каким-либо воздействием на первичный зародышевый пузырек, она, по всей вероятности, стремится вновь появиться у потомства в соответствующий период жизни»². Итак, по Дарвину, «едва ли можно усомниться» в предположении, что «изменения строения появляются в течение всей жизни, хотя, несомненно, гораздо реже и меньше во вполне зрелом периоде; он считает по крайней мере вероятным, что у потомства «эти изменения стремятся появиться в соответствующем возрасте»³.

Что касается Геккеля, то он был значительно более односторонен в оценке взаимоотношений индивидуального и исторического развития, чем Дарвин. Он подчеркивает лишь, что «филогенез есть механическая причина онтогенеза»; «зародышевое развитие является кратким повторением развития филогенетического; или, иными словами, онтогенез — это краткое повторение (рекапитуляция) филогенеза»⁴. Правда, Геккель шел дальше Дарвина в определении признака наследования благоприобретенных признаков, т. е. считал, вслед за Ламарком, наследственные изменения вызываемыми непосредственно воздействиями внешней среды. Однако Геккель ошибочно полагал, что эти наследственные изменения под влиянием факторов внешней среды имеют место лишь у взрослых организмов и лишь в ходе дальнейшей эволюции могут вторично смещаться на более ранние стадии индивидуального развития у потомков. Дело в том, что, по Геккелю, все изменения индивидуального развития, приводящие к изменению строения взрослой формы, происходят путем надставок над теми стадиями, до которых доходило индивидуальное развитие у предков. Именно в силу этого та

¹ Ч. Дарвин. Соч., т. 3, стр. 209.

² Там же, стр. 211.

³ Там же, стр. 212.

⁴ Э. Геккель. Антропогенез; см. Ф. Мюллер, Э. Геккель. «Основной биогенетический закон». Избр. работы. Изд. АН СССР, 1940, стр. 174.

стадия, которая у предка являлась конечной (т. е. соответствовала строению взрослого животного), у потомка оказывалась уже не последней, а предпоследней, поскольку над ней надставлялась новая стадия развития, отсутствовавшая в развитии предка. В результате ряда таких надставок бывшая конечная стадия развития может смещаться на самые ранние стадии индивидуального развития. Вместе с тем ряд последовательных стадий, проходимых данным видом животного в процессе индивидуального развития каждой особи, представляет собой не что иное, как ряд стадий, бывших конечными у последовательного ряда предков этого животного: ранние стадии индивидуального развития соответствуют наиболее древним предкам, наиболее поздние — ближайшим предкам. Иначе говоря, в индивидуальном развитии организма рекапитулируется строение последовательного ряда взрослых предков. Это повторение, однако, по Геккелю, является не полным, а более или менее сокращенным, так как в онтогенезе повторяются не все стадии, пройденные данным видом организмов в филогенезе. Кроме того, оно является искаженным, так как наряду с обусловленным наследственностью повторением древних предковых признаков (палингенезы) у зародышей или личинок имеют место новые признаки, обусловленные приспособлением к условиям существования (ценогенезы), а также смещения в появлении тех или иных органов во времени и пространстве (гетерохронии и гетеротопии). Примером палингенезов в развитии млекопитающих является образование у зародышей хорды, жаберных щелей и т. д.; примером ценогенезов — образование внезародышевых частей, например желточного мешка, плаценты; примером гетерохроний — несоразмерно раннее вырастание глаз, мозговых пузырей, раннее образование сердца и т. д.

Бесспорной заслугой Геккеля является первая развернутая попытка теоретического рассмотрения взаимоотношений между онтогенезом и филогенезом, введение ряда новых, закрепившихся в ходе дальнейшего развития науки понятий и терминов (сами термины «онтогенез», «филогенез», «рекапитуляция» и т. д. предложены Геккелем). Однако его представления страдали значительной схематичностью и во многом отступали от действительного положения вещей в природе. Основные ошибки Геккеля сводились к следующим:

1. Одностороннее понимание филогенеза как «механической причины» онтогенеза, непонимание роли изменения онтогенеза для филогенетических изменений.

2. Сведение способов изменения онтогенеза только к надставкам, признание наследственных изменений только взрослых форм (эволюция есть изменение взрослых форм), недооценка эволюционного значения изменений на самых различных, в том числе и ранних, стадиях индивидуального развития.

3. Ошибочное противопоставление палингенезов, будто бы обусловленных только консервативной наследственностью, ценогенезам, будто бы обусловленным только изменчивостью и приспособлением; непонимание того, что ценогенезы могут, теряя свое первоначальное функциональное значение, наследоваться потомками в качестве древнего предкового признака (например, желточный мешок у млекопитающих — животных с яйцами, почти лишенными желтка). Палингенезы же отнюдь не являются простым следствием «консервативной наследственности», «памятью о предках», а обусловлены сохранением известного временного функционального значения за теми органами, которые появляются у зародыша как рекапитуляция предковых признаков.

Открытие А. О. Ковалевским инвагинационной гастролы, образующейся у ланцетника и многих беспозвоночных путем впячивания одного из полушарий бластулы, и обоснование им единства (гомологии) зародышевых листков в развитии всех животных типов толкнули Геккеля на идею, что многоклеточные животные произошли в филогенезе от предков, напоминающих по своему строению бластулу (гипотетическая «бластея») и колонии жгутиконосцев (вроде вольвокса). От такой шаровидной колонии клеток (бластеи) путем впячивания одной из ее стенок произошла, по Геккелю, «гастрей», напоминающая по своему строению инвагинационную гастролу современных многоклеточных. Сами стадии бластулы и гастролы, по Геккелю, являются лишь рекапитуляцией (воспроизведением) в эмбриональном развитии современных животных наиболее древней формы их многоклеточных предков. Геккель писал: «Для доказательства подлинной гомологии общих первичных зародышевых листков у всех многоклеточных, доказательства, без которого теория гастрей не могла бы существовать, для меня особую ценность представляли выдающиеся исследования онтогении различных низших животных, опубликованные А. Ковалевским за последние семь лет (в «Мемуарах Петербургской Академии»), являющиеся, на мой взгляд, важнейшими и наиболее плодотворными из всех новейших работ в области онтогении»¹. В примечании Э. Геккель подчеркивает, что «работы Ковалевского в области онтогенеза, особенно его работы об амфиоксе, асцидии и т. д., далеко еще не получили той оценки, которую они на самом деле заслуживают»².

Следует отметить, что сам А. О. Ковалевский, глубже и детальнее Геккеля зная эмбриологические факты, воздержался от создания теории, подобной геккелевской теории гастрей, не видя для этого достаточных фактических оснований. Дело в том, что как раз у наиболее примитивных многоклеточных, в частности кишечнополостных, гастрюляция путем впячивания встречается не как правило, а в виде исключения. Тем самым инвагинационную гастролу следует считать не за повторение формы древнего предка, а за вторичное видоизменение ранней стадии эмбрионального развития, характерной для кишечнополостных. Это особенно убедительно показано И. И. Мечниковым в его классических «Эмбриологических исследованиях медуз» (1886). На основании собственного тщательного изучения эмбрионального развития медуз и других низших многоклеточных И. И. Мечников, в противовес теории гастрей Геккеля, выдвинул собственную теорию происхождения многоклеточных животных — теорию паренхимеллы, или фагоцителлы, значительно лучше обоснованную фактами. Если Геккель, создавая теорию гастрей, опирался лишь на морфологические факты (впячивание вегетативной половины бластулы при инвагинационной гастрюляции, внешнее сходство бластулы с шаровидной колонией жгутиконосцев и т. д.), то И. И. Мечников поставил во главу угла единство формы и функции, учитывал физиологические особенности примитивных организмов. По И. И. Мечникову, первичная колония жгутиконосцев превратилась в двуслойный организм не путем инвагинации (впячивания), а путем выселения части клеток из стенки колонии в ее полость, где эти клетки, утерев жгутики, приняли амебодную форму и специализировались на функции фагоцитоза — захвата и переваривания пищевых частиц. Так возникла первичная дифференцировка тела на наружный слой жгути-

¹, ² Э. Геккель, 1874. Теория гастрей, филогенетическая классификация животного царства и гомология зародышевых листков. Сборник «Ф. Мюллер — Э. Геккель. Основной биогенетический закон. Избранные работы». Изд. АН СССР, М.—Л., 1940, стр. 201.

ковых или мерцательных клеток — кинобласт и внутреннюю массу амебоидных фагоцитирующих клеток — фагоцитобласт. Кинобласт, специализированный на функции движения (мерцание жгутиков), явился прообразом эктодермы и ее производных, фагоцитобласт — прообразом энтодермы и мезодермы вместе взятых. Дальнейшая дифференцировка этих первичных слоев привела в филогенезе к появлению всего многообразия тканей многоклеточных животных. При этом в онтогенезе

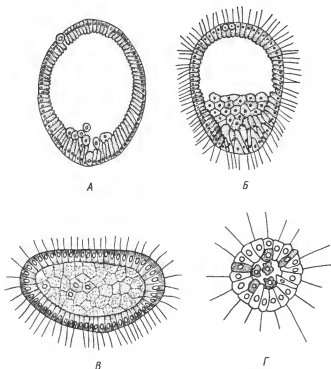


Рис. 123. Процесс возникновения двуслойности путем иммиграции клеток у зародышей современных кишечнополостных и гипотетическая предковая форма многоклеточных животных — фагоцителла (по И. И. Мечникову).

А — начало иммиграции у зародыша медузы *Clytia*; Б — личинка медузы *Ocyropsis* с бластоцелем, наполовину заполненным иммигрировавшими клетками; В — личинка медузы *Pelagia* с полностью сформированными обоими пластами тела; Г — гипотетическая фагоцителла (parenchymella).

современных низших многоклеточных, а именно кишечнополостных, воспроизводится та же последовательность дифференцировки (рис. 123), начиная с образования двух разнокачественных клеточных пластов и формирования личинки — паренхимулы (или планулы).

Таким образом, и теория Геккеля, и теория Мечникова при всех их различиях в равной мере исходят из признания повторения или, по крайней мере, отражения хода филогенетической истории организмов в их индивидуальном развитии. Это в полной мере признавал и А. О. Ковалевский, так как в своих эмбриологических исследованиях он стремился в первую очередь к выяснению особенностей эмбрионального развития именно тех животных форм и групп, систематическое положение и родственные связи которых оставались в то время неясными. Рас-

считывая путем изучения эмбриологии этих форм выяснить их филогенетические отношения с другими, уже изученными в этом отношении формами, А. О. Ковалевский исходил именно из признания того факта, что эмбриональное развитие животных в определенной мере отражает их филогенетическую историю. При этом А. О. Ковалевский, так же как Э. Геккель и И. И. Мечников, считал, что эволюционные изменения в ряду взрослых форм являются первичными, изменения же хода эмбрионального развития являются производными, вторичными.

В своей магистерской диссертации А. О. Ковалевский резко критиковал немецкого эмбриолога и гистолога, антидарвиниста Келликера, высказавшего мысль о том, что эволюционные изменения организмов могут совершаться путем внезапных изменений хода их эмбрионального развития. Дело в том, что Келликер в своем предположении опирался не на постепенное и длительное воздействие условий существования и приспособление организмов к этим изменяющимся условиям, а на скачкообразные резкие изменения, типа уродств. А. О. Ковалевский же, защищая дарвиновские представления, подчеркивал значение длительного приспособления организмов в ряде поколений к изменяющимся условиям жизни.

Таким образом, крупнейшие биологи-дарвинисты XIX в. — А. О. Ковалевский, И. И. Мечников, Э. Геккель — подчеркивали лишь одну сторону взаимной связи индивидуального и исторического развития организмов, а именно зависимость индивидуального развития организмов от их родовой истории. Этим они отличались от Дарвина, указавшего в общей форме также и на другую сторону этой взаимной связи, а именно на причинную обусловленность филогенетической истории организмов изменениями хода их индивидуального развития в ряду поколений. Эти мысли Дарвина, в еще более определенной и конкретной форме на примере ракообразных развитые одним из замечательных последователей Дарвина — Фрицем Мюллером (1864), были на долгое время забыты, так как борьба за дарвинизм привлекла основное внимание биологов к другим вопросам (законы наследственности и т. д.). Полное раскрытие этой стороны взаимосвязи между онтогенезом и филогенезом позже выпало на долю великих русских биологов — И. В. Мичурина, И. П. Павлова и А. Н. Северцова.

Трудами ряда эмбриологов, среди которых наибольшее значение, бесспорно, имели труды А. О. Ковалевского, были выяснены особенности эмбрионального развития представителей почти всех групп животного мира. На основании сходств и различий в ходе эмбрионального развития между различными животными были выяснены их родственные отношения (см. выше об установлении А. О. Ковалевским сходства в процессах развития асцидий, ланцетника и позвоночных). Изучение эмбрионального развития стало одним из основных методов установления путей филогении животного мира и родственных отношений между систематическими группами животных. Было открыто большое количество случаев рекапитуляции, т. е. повторения, в ходе эмбрионального развития высших организмов тех или иных признаков нижестоящих животных. Так, например, в эмбриональном развитии человека примерами рекапитуляции являются: смена трех форм скелета, последовательно сменявших друг друга также и в историческом развитии типа хордовых: спинная струна (хорда) — хрящевой скелет — костный скелет; временное образование жаберных щелей во второй половине первого месяца эмбрионального развития; закладка среднего уха в виде первой пары жаберных карманов, повторяющая филогенетическое происхождение среднего уха на основе первой пары жаберных карманов; образование хвоста, сохраняющегося до 3-го месяца внутриутробного развития; развитие довольно густого волосного покрова на 5-м месяце

развития и т. д. В эмбриональном развитии птиц крыло, как и в филогенезе, образуется из пятипалой конечности. Подобных примеров можно было бы привести огромное количество. В этих явлениях рекапитуляции эмбриологи-дарвинисты справедливо усматривали свидетельство родовой истории изучаемых ими животных. Однако чрезмерное увлечение этим методом и упрощенное понимание взаимоотношений между индивидуальным и историческим развитием нередко вело к ошибкам.

Наряду с открытием многочисленных новых случаев действительной рекапитуляции признаков предков в эмбриональном развитии потомков, стало ясным, что не во всех случаях можно на основании сходства тех или иных признаков зародышей одного вида с взрослой формой другого вида делать вывод о происхождении первого вида животных от второго. Это, впрочем, хорошо понимал еще в 1828 г. К. М. Бэр, которого Дарвин назвал в числе своих предшественников по историческому пониманию живой природы.

К. Бэр подчеркивал, что можно говорить не о повторении зародышами высших животных признаков нижестоящих взрослых форм, а лишь о сходстве зародышей различных животных, относящихся к одному и тому же типу. Это сходство тем больше, чем более ранние стадии эмбрионального развития мы сравниваем. Таким образом, К. Бэр считал возможным говорить не о принципе рекапитуляции, а о «зародышевых сходствах», что полностью вытекает из «правила Бэра» о последовательности развития признаков у зародыша (от общих — типовых — ко все более частным признакам класса, отряда, наконец — рода, вида и особи). Именно это обобщение К. Бэра и было использовано Дарвином как доказательство происхождения каждой большой группы животных от общего предка, «затемненный образ» которого являют нам зародыши этих животных на ранних стадиях их индивидуального развития. На деле, конечно, явления рекапитуляции (повторения признаков взрослого предка) и «зародышевых сходств» (повторения зародышами высших животных признаков зародышей других, в том числе и нижестоящих, животных) не исключают, а, напротив, дополняют друг друга, как различные проявления одной и той же закономерности: исторической (филогенетической) обусловленности хода индивидуального развития.

Примером сходств зародыша одного организма со взрослой формой другого организма, не могущим служить основанием для выводов в духе «биогенетического закона», являются некоторые признаки зародышей человекообразных обезьян при сопоставлении с признаками взрослого человека и взрослых обезьян. Так, у зародыша и плода человекообразных обезьян лицевая часть черепа развита значительно слабее, а мозговая часть черепа — относительно гораздо сильнее, чем у взрослых обезьян; поэтому относительно большими размерами черепномозговой коробки и слабо выступающими челюстями зародыш шимпанзе и гориллы больше сходен с человеком, чем со взрослыми человекообразными обезьянами. Но из этого было бы совершенно неправильным делать вывод, что зародыш (или плод) обезьяны «рекапитулирует» признаки взрослого человека и что, следовательно, человек является «предком» обезьяны. Все дело в том, что у зародышей человека и зародышей обезьян на определенных стадиях их развития наблюдаются черты зародышевого сходства, объясняемые родством и единством происхождения названных организмов. На более поздних стадиях индивидуального развития это сходство уменьшается, так как у человека, в соответствии с усиленным ростом и развитием мозгового черепа, лицевая часть черепа (особенно челюсти) отстают в развитии, сравнительно мало уклоняясь от эмбриональных соотношений, у обезьян же особенно мощно

развиваются именно челюсти, вооруженные мощными зубами, и по данному признаку взрослые обезьяны сильнее уклоняются от первоначальных эмбриональных соотношений мозгового и лицевого отделов черепа, чем человек. Такое же объяснение применительно к такому признаку зародышей шимпанзе и гориллы, как первоначальное появление волосяного покрова на голове, в области «усов» и «бороды» и лишь позже на остальном теле (рис. 124). Из подобного факта было бы в корне неверным делать вывод, будто зародыши обезьян «рекапитулируют» признаки взрослого человека мужского пола. Эти примеры показывают, что о наличии рекапитуляции нельзя судить на основании одного или двух отдельно взятых признаков, а необходимо учитывать все главные особенности онтогенеза сравниваемых организмов, основываясь на



Рис. 124. Голова плода гориллы (А, Б) и плода человека (В)
(по Болю, из П. П. Иванова).

совокупности признаков строения (сравнительная анатомия), развития (эмбриология) и последовательности появления сравниваемых организмов в истории земли (данные палеонтологии).

Большой вклад в изучение явлений рекапитуляции был внесен нашими отечественными эмбриологами. Так, П. П. Иванов (1912) показал, что процессы регенерации утраченных частей тела у животных также отражают филогенетическую историю, как и эмбриональное развитие. Он установил, что, в частности, у многощетниковых кольчатых червей при отрезании у них передней трети или половины тела восстанавливается не то количество сегментов, которое было удалено, а лишь определенное для каждого рода червей число ларвальных (т. е. личиночных; larva — личинка) сегментов, имеющих более древнее филогенетическое происхождение, чем остальные сегменты тела. Это число сегментов (у одних видов три, у других двенадцать и т. п.) равно числу сегментов, из которых состоит личиночная форма данного вида червя. Сегменты эти имеют более примитивное строение по сравнению с остальными (постларвальными), не содержат гонад и т. д. Если же отрезан задний конец тела, то восстанавливается так называемая «зона роста», которая, как и на заднем конце целого червя, отпочковывает от себя один за другим обычные туловищные (постларвальные) сегменты в неограниченном количестве. На основании открытых им фактов П. П. Иванов подверг критике утверждения Моргана, отрицавшего возможность отражения филогенеза в регенераторных процессах.

При изучении эмбрионального развития малощетниковых кольчатых червей (дождевые черви и др.), имеющих прямое развитие, т. е. не проходящих личиночной стадии, П. П. Иванов обнаружил замечатель-

ный факт, что ларвальные сегменты у них все же закладываются, но остаются рудиментарными и вскоре исчезают. Это — одно из ярких доказательств того, что малощетинковые черви произошли от многощетинковых предков, обладавших развитием с метаморфозом. Рудиментарные ларвальные сегменты у зародышей малощетинковых червей

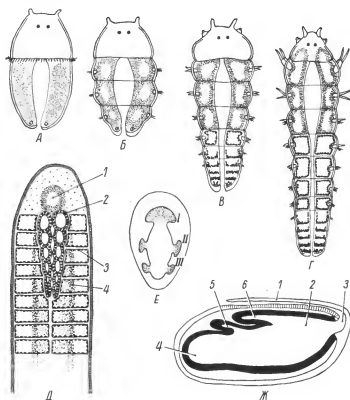


Рис. 125. Ларвальные и постларвальные сегменты у личинок и зародышей кольчатых червей и у зародышей хордовых (по П. П. Иванову).

А, Б, В, Г — схема развития ларвальных и постларвальных сегментов у многощетинковых кольчатых червей (Polychaeta). А — личинка (трохофора) с мезодермальными полосками (покрыты пунктиром); Б — одновременная сегментация мезодермы в ларвальных сегментах; В и Г — последовательное нарастание постларвальных сегментов; Д — схема взаимоотношений ларвальных и постларвальных сегментов у зародышей малощетинковых кольчатых червей (Oligochaeta): I — ротовое отверстие; 2 — ларвальные и 3 — постларвальные сегменты мезодермы; 4 — кишечник; Е — образование хоботного (I), воротничкового (II) и туловищного (III) целома путем отщипуровывания от первичного кишечника у зародышей кишечнотолкающих (Eliogorpeusta) — трехсегментных червеобразных животных, близких к предкам хордовых; Ж — схема закладки мезодермальных сегментов зародыша личинки (по Мак-Брайду): I — стенки нервной трубки; 2 — полость первичного кишечника; 3 — нервно-кишечный канал; 4 — головной (первый ларвальный) мезодермальный сегмент; 5 — второй ларвальный мезодермальный сегмент; 6 — третий мезодермальный сегмент, разделяющий позднее (в последовательности спереди назад) на постларвальные мезодермальные сегменты туловища.

унаследованы от древней личиночной формы предков этих животных (рис. 125).

В дальнейшем П. П. Иванов показал, что двоякий характер сегментов характерен также и для членистоногих. Позднее трудами П. П. Иванова и П. Г. Светлова теория неоднородности сегментации была распро-

странена на хордовых и тем самым охватила все сегментированные формы животного мира.

Выяснилось, что у ланцетника, позвоночных и человека ларвальными являются первые два сегмента, соответствующие первым двум сегментам тела трехсегментной личиночной формы предков хордовых — диплеврулы. Третий сегмент диплеврулы, расчленившись, дал начало

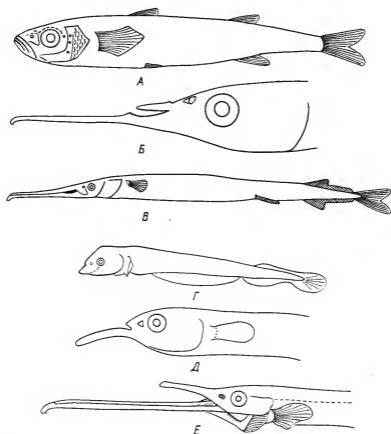


Рис. 126. Развитие путем надставки новых стадий (анаболии) у панцирной щуки (*Belone*) (по А. Н. Северцову).

А — короткие челюсти большинства современных рыб, в том числе отдаленных предков панцирной щуки; Б — верхняя короткая и нижняя длинная челюсти у полурыла (*Hemirhamphus*); В — длинные верхняя и нижняя челюсти у взрослой панцирной щуки; Д, Е — стадии формирования челюстей у малька панцирной щуки.

постларвальным сегментам тела ланцетника и позвоночных. Ларвальные сегменты позвоночных отличаются от постларвальных иным способом развития в онтогенезе (направление дифференцировки не спереди назад, а наоборот), отсутствием нефротомов и спланхнотомов (сомиты образуют наружную глазную мускулатуру), наличием у зародыша в составе кишечной трубки не энтодермы, а прехордальной пластинки и т. д. Как показали эксперименты П. Г. Светлова, ларвальные сегменты зародыша более чувствительны к действию ряда повреждающих агентов, чем постларвальные (что объясняет происхождение некоторых видов уродств, когда отсутствуют или ненормально развиты только органы ларвальных сегментов).

Большое количество интересных фактов рекапитуляции обнаружено А. Н. Северцовым при изучении эмбрионального развития позвоночных. Так, по его наблюдениям, у черепах, у которых во взрослом состоянии нет межреберных мышц, поскольку ребра неподвижно сращены с панцирем, в эмбриональном состоянии закладываются межреберные мышцы, которые позднее редуцируются. Это говорит о происхождении черепах от предков, имевших подвижные ребра. У морской щуки (*Belone*), обладающей длинными челюстями, сначала закладываются короткие челюсти, как будто у ее отдаленных предков. Затем вырастает длинная нижняя челюсть, а верхняя еще остается короткой, как у рыбы-полурыва, близкой к позднейшим предкам панцирной щуки, и лишь впоследствии ее догоняет в росте нижняя челюсть. Несомненно, эмбриональное развитие челюстей здесь проходит те же этапы, какие проходили их филогенетическое формирование (рис. 126). То же явление имеет место при развитии ходильных лучей грудного плавника у морского петуха (*Trigla*, рис. 127).

А. Н. Северцов дал и теоретическое объяснение явлениям рекапитуляции, указав, что эти явления имеют место в тех случаях, когда изменения хода индивидуального развития в ряду поколений шли путем надставок новых стадий над стадиями индивидуального развития, проходными предками.

А. Н. Северцов обратил внимание на явления рекапитуляции в ходе эмбрионального гистогенеза. В настоящее время известно много примеров повторения в ходе эмбрионального гистогенеза той же последовательности появления признаков тканей и клеток, какая наблюдается в филогенетическом ряду животных. Так, эпидермис в эволюции позвоночных представлен вначале однослойным (ланцетник), затем многослойным неороговевающим эпителием (рыбы), многослойным слабо ороговевающим (амфибии) и, наконец, многослойным сильно ороговевающим, с различно дифференцированными слоями (высшие позвоночные). Те же этапы проходят в онтогенезе дифференцировка эпидермиса млекопитающих и человека. Эритроциты млекопитающих в начале своей дифференцировки лишены гемоглобина и имеют ядро (гемоцитобласты); затем происходит все большее накопление гемогло-

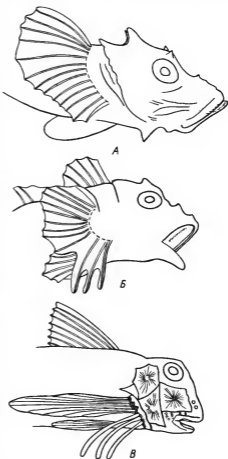


Рис. 127. Развитие ходильных лучей плавника у морского петуха (*Trigla*), рекапитулирующее имевшую место в филогенезе надставку новых стадий (аналогию) (по А. Н. Северцову).

А — малек тригла с обычно развитыми лучами плавника; Б — малек с начинавшим удлиняться тремя лучами плавника; В — взрослая тригла с тремя длинными обособившимися ходильными лучами.

бина при все большей пикнотизации ядра и, наконец, исчезновение ядра. Следовательно, при своей дифференцировке в онтогенезе эритроциты млекопитающих развиваются в той же последовательности, в какой происходит эволюция эритроцитов в ряду позвоночных: у ланцетника чрезвычайно немногочисленные кровяные клетки имеют ядро, бесцветны и не содержат гемоглобина; у большинства позвоночных эритроциты содержат гемоглобин, причем у высших позвоночных его относительно больше, чем у низших, и еще имеют более или менее пикнотизированное ядро; у млекопитающих эритроциты наиболее богаты гемоглобином и в зрелом состоянии безъядерны. Кроме того, у ранних зародышей млекопитающих все эритроциты первых генераций имеют ядра.

В эволюционном ряду позвоночных биполярные чувствительные нейроны заменяются псевдоуниполярными; в онтогенезе высших позвоночных эти клетки имеют у зародышей биполярную форму, которая затем переходит в псевдоуниполярную. Мякотные нервные волокна и в филогенезе, и соответственно в онтогенезе развиваются из безмякотных. Хорошим примером гистологической рекапитуляции является также развитие ткани электрических органов у рыб: как и в филогенезе, эта ткань возникает из закладки поперечнополосатой мускулатуры.

Другой пример — повторение пищевода зародыша человека тканевого состава пищевода низших позвоночных и их предков. Эпителий пищевода вначале однослойный призматический, затем делается многорядным мерцательным и лишь затем — многослойным плоским. Железы, возникая в онтогенезе из не дифференцированного в железистом направлении эпителия, тем самым рекапитулируют ход их филогистогенеза.

Скелетные мышечные волокна произошли в филогенезе от гладких скелетно-мышечных клеток, а те в свою очередь от элементов, не дифференцированных в направлении функции сократимости; соответственно этому каждое отдельное скелетно-мышечное волокно позвоночного проходит в процессе своей дифференцировки (в онтогенезе) стадию миобластов — клеток, лишенных миофибрилл; затем стадию симпласта с гладкими миофибриллами; наконец, стадию симпласта с поперечно исчерченными миофибриллами.

В общем, весь ход эмбрионального гистогенеза в целом рекапитулирует до известной степени ход филогистогенеза, поскольку в основе того и другого процесса лежит развитие разнообразных дифференцированных структур из немногих малодифференцированных.

В применении к животным морфологические доказательства взаимной обусловленности филогенеза и онтогенеза связаны с именем А. Н. Северцова. Детально разрабатывая проблему взаимоотношения между индивидуальным и историческим развитием, он отчетливо сформулировал мысль о том, что онтогенез не только повторяет филогенез (Геккель), но и творит его («теория филэмбриогенезов»). В работах Северцова подробно разбираются различные способы (модусы) изменения хода индивидуального развития, приводящие к изменению результата этого развития, т. е. строения взрослой формы. В одних случаях индивидуальное развитие изменяется путем надставочных стадий над теми стадиями, которые проходило развитие предков (анаболия); в этих случаях повторение стадий, какие проходили в своем развитии предки, является наиболее полным (см. рис. 126 и 127). В других случаях развитие потомков изменяется путем отклонений хода развития по сравнению с предками, начиная со средних стадий

(девиация); тогда повторяются только ранние стадии развития предков, а поздние стадии заменяются новыми. Наконец, иногда развитие может в корне изменить свой ход, начиная с самых ранних стадий, и тогда для повторений развития предков (рекапитуляции) в развитии потомков места не остается вовсе (архаллакис). Постепенные изменения хода и результата индивидуального развития, суммируемые в длинном ряду поколений, приводят к филогенетическим изменениям строения взрослых форм. При разработке этого, в общем правильного, положения А. Н. Северцов пользовался только методом наблюдения и описания, не прибегая к методу эксперимента (не говоря уже о практике выведения новых пород животных). Поэтому А. Н. Северцов ограничился констатацией наблюдаемых закономерностей, не сделав выводов о путях переделки природы организмов.

Изучение проблемы взаимоотношения между индивидуальным и историческим развитием организма важно для многих областей медицины. Оно вооружает врача историческим пониманием строения человеческого организма и процессов его индивидуального развития. В свете закономерностей эмбриогенеза становятся понятными как последовательность процессов нормального развития зародышей человека, так и многие отклонения, наблюдаемые в патологических условиях (например, последовательные изменения локализации процессов кроветворения у нормально развивающегося зародыша, вспышки кроветворения в печени, селезенке, почке и т. д. во взрослом организме при некоторых патологических состояниях, различные аномалии развития и атаксии и т. п.).

В заключение подчеркнем, что не только описательная (в том числе патологическая) эмбриология человека, но и сравнительная и в особенности экспериментальная эмбриология животных призвана сыграть выдающуюся роль в разрешении широкого круга чисто медицинских проблем. Только данные экспериментальной эмбриологии могут дать медицине оружие для борьбы с заболеваниями внутриутробного периода и аномалиями развития. Именно в ранний эмбриональный период развития, когда зародыш особенно восприимчив к воздействиям факторов среды (в том числе патогенных), формируются и в той или иной мере закрепляются признаки, характеризующие индивидуальные морфологические и физиологические особенности организма, его сопротивляемость инфекционным и иным заболеваниям и т. д. Поэтому эмбриология, значение которой в системе медицинского образования в настоящее время многими недооценивается, неизбежно будет все в большей мере становиться необходимым звеном в системе медицинских наук.

ЛИТЕРАТУРА

К главе I (*Размножение, половые клетки, оплодотворение*)

- Белар К. Цитологические основы наследственности. Биомедгиз, М.—Л., 1934.
- Вильсон Э. Клетка и ее роль в развитии и наследственности, т. I и II. М., 1936, 1940.
- Воронцова М. А. и Лизнер Л. Д. Бесполое размножение и регенерация. Изд. «Советская наука», М., 1957.
- Гартман М. Общая биология. Пер. с нем. Биомедгиз, М.—Л., 1936 (см. главу V — «Смена флоры»).
- Де Робертис, Новинский В., Саэс Ф. Общая цитология. Пер. с англ. Изд. иностр. литературы, М., 1962.
- Лебедев М. М. и Либизов М. П. Скрещивание и двойное спаривание в сельскохозяйственном животноводстве. Сельхозгиз, Л., 1952.
- Милованов В. К. Искусственное осеменение сельскохозяйственных животных. Л., 1940.
- Некрасов А. Д. Оплодотворение в животном царстве. История проблемы. Госиздат, М.—Л., 1930.
- Ниль Дж. и Шелл У. Наследственность человека. Пер. с англ. Изд. иностр. литературы, М., 1958.
- Ротшильд. Оплодотворение. Пер. с англ. Изд. иностр. литературы, М., 1958.
- Токни И. Б. Электронно-микроскопические исследования половых и соматических клеток (*Parascaris equorum*). Изд. Ленингр. университета, Л., 1961.
- Marshall F. H. A. Physiology of Reproduction. Third Ed. By A. S. Parkes. London, Longmans, Green and Co, 1952.
- Shettles L. Ovum Humanum. Growth, Maturation, Nourishment, Fertilisation and Early Development. New York, 1960.

К главам III—VII (*Сравнительная эмбриология*)

- Давыдов К. Н. Курс эмбриологии беспозвоночных. Изд. «Сотрудник», СПб. — Киев, 1914.
- Детлаф Т. А. и Гинзбург А. С. Зародышевое развитие осетровых рыб (севрюги, осетра и белуги) в связи с вопросами их разведения. Изд. АН СССР, М., 1954.
- Захваткин А. А. Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных. Изд. «Советская наука», М., 1949.
- Иванов П. П. Общая и сравнительная эмбриология. Биомедгиз, М.—Л., 1937.
- Иванов П. П. Руководство по общей и сравнительной эмбриологии. Учпедгиз, Л., 1945.
- Иоффе Н. А. Курс эмбриологии беспозвоночных. Изд. «Высшая школа», М. 1962.
- Рагозина М. Н. Развитие зародыша домашней курницы в его соотношении с желтком и оболочками яйца (с таблицами последовательных стадий развития). Изд. АН СССР, М., 1961.
- Сергеев А. М. Эволюция эмбриональных приспособлений рептилий (к филогении приспособлений к наземному развитию у позвоночных животных). Изд. «Советская наука», М., 1943.
- Хватов Б. П. Оплодотворение и ранние стадии развития зародышей сельскохозяйственных животных. Крымиздат, Симферополь, 1954.
- Шмидт Г. А. Эмбриология животных. Часть I. Общая эмбриология. Часть II. Частная эмбриология. Изд. «Советская наука», М., 1951, 1953.
- Brachet J. Traité d'embryologie comparée des vertébrés. Bruxelles, 1921.
- Davydoff C. N. Traité d'embryologie des invertébrés. Paris, 1932.
- Hertwig O. (ред.). Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere (6 томов). Gustav Fischer, Jena, 1906.
- Korschelt E. Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere. Jena, 1936.

- Lillie F. Development of the chick. An Introduction to Embryology. Revised by H. L. Hamilton. Third edition. Henry Holt and Co. New York, 1952.
- Romanoff A. L. The Avian Embryo. Structural and Functional Development. The Macmillan Co, New York, 1960.
- Starck D. Ontogenie und Entwicklungsphysiologie der Säugetiere. Handbuch der Zoologie, gegründet von W. Kükenhal. Bd. 8, Lief. 22, 9 (7), 1—276. Berlin, 1959.

К главам VIII—IX (Развитие человека)

- Бойд Дж. Д. Морфология и физиология маточно-плацентарного кровообращения. Пер с англ. Медгиз, Л., 1960.
- Герке П. Я. Частная эмбриология человека. Изд. АН Латв. ССР, Рига, 1957.
- Кнорре А. Г. Гистологические особенности двухднейного зародыша человека. Арх. анат., гистол. и эмбриол., т. XXXIII, 2, 38—46, 1956.
- Кнорре А. Г. Половые клетки, оплодотворение, развитие зародыша и плода. Много-томн. руководство по акушерству и гинекологии. Т. II, кн. 1. Медгиз, М., 1963, 9—71.
- Пэттен Б. Эмбриология человека. Пер. с англ. Медгиз, М., 1959.
- Boenig H. Leitfaden der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Fünfte Auflage. Leipzig, G. Thieme, 1957.
- Hamilton W. J., Boyd J. D. a. Mossman H. W. Human Embryology (Pro-natal Development of Form and Function). Second ed. Baltimore, the Williams and Wilkins Company, 1952.
- Hertig A. T., Rock J. a. Adams E. C. A description of 34 human ova within the first 17 days of development. American Journal of Anatomy, 1956, vol. 98, № 3, p. 435—459.
- Mazanec K. Blastogenese des Menschen. Leipzig, 1959.
- Starck D. Die Frühphase der menschlichen Embryonalentwicklung. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, 1956, Bd. 35.
- Streeter G. L. Developmental horizons in human embryos. Contributions to Em-bryology Carnegie Instit. Washington, 1952, 1945, 1948 (v. 30, p. 211—245; v. 31, p. 26—63; v. 32, p. 133—203).

К главе X (Экспериментальная эмбриология, физиология развития)

- Браше Ж. Биохимическая эмбриология. Пер. с англ. Изд. иностр. литературы, М., 1961.
- Вязов О. Е. Иммунология эмбриогенеза. М., 1962.
- Гексли Дж С. и де Бер Г. Р. Основы экспериментальной эмбриологии. Пер. с англ. Биомедгиз, М.—Л., 1936.
- Завадовский М. М. Динамика развития организма. Госмедиздат, М., 1931.
- Лопашов Г. В. и Строева О. Г. Развитие глаза в свете экспериментальных исследований. Изд. АН СССР, М., 1963.
- Полежаев Л. В. Основы механики развития позвоночных. М., 1945.
- Саксен Л. и Тойвоinei С. Первичная эмбриональная индукция. Пер. с англ. Изд. иностр. литературы, М.
- Сборник: Некоторые проблемы современной эмбриофизиологии. Изд. иностр. ли-тературы, М., 1951.
- Сборник (под ред. Н. Л. Гармашевой): Рефлекторные реакции во взаимоотношениях материнского организма и плода. Медгиз, Л., 1954.
- Сборник (под ред. Н. Л. Гармашевой): Патофизиология внутриутробного развития. Медгиз, Л., 1959.
- Сборник: Проблемы современной эмбриологии. Труды I совещания эмбриологов 25 января—1 февраля 1955 г. в Ленинграде. Изд. Ленингр. университета, Л., 1956.
- Сборник: Проблемы современной эмбриологии. Доклады II совещания эмбриологов в Москве. Изд. Московского университета, М., 1964.
- Токии Б. П. Иммуитет зародышей. Изд. Ленингр. университета, Л., 1955.
- Токии Б. П. Регенерация и соматический эмбриогенез. Изд. Ленингр. университета, Л., 1959.
- Фалии Л. И. Морфология и патогенез экспериментальных тератоидных опухолей половых желез. Медгиз, М., 1946.
- Филатов Д. П. Сравнительноморфологическое направление в механике развития, его объект, цели и пути. Изд. АН СССР, М.—Л., 1939.
- Analysis of Development. Ed. by B. H. Willier, P. A. Weiss a. V. Hamburger. Philadel-phia—London, 1955.
- Needham J. Chemical Embryology (v. I, II, III). Cambridge, University Press, 1931.

Needham J. Biochemistry and Morphogenesis. Cambridge, University Press, 1942.
Pflugfelder O. Entwicklungsphysiologie der Insekten. Leipzig, 2 Auflage, 1958.
Spemann H. Experimentelle Beiträge zu einer Theorie der Entwicklung. Berlin, 1936.

К главе XI (Аномалии развития, патологическая эмбриология)

Ган Ф. Курс патологич. развития человеческого зародыша. Харьков, 1875.
Дыбан А. П. Очерки патологической эмбриологии человека. Медгиз, Л., 1959.
Канаев И. И. Близнецы. Очерки по вопросам многоплодия. М.—Л.
Макаров Р. Р. Внематочная беременность. Медгиз, Л., 1958.
Манна А. А. Лучевые поражения и восстановительные процессы в центральной нервной системе млекопитающих в онтогенезе. Изд. «Медицина», Л., 1964.
Schwalbe E. Die Morphologie der Missbildungen des Menschen und der Tiere. Bd. I—III. Jena, 1909—1927.
Symposium on Effects of Radiation and other deleterious Agents on embryonic Development. Journal of cellular and comparative physiology, 1954, v. 43, Suppl. 1.
Töndury G. Embryopathien. Springer, Berlin—Göttingen—Heidelberg, 1962.
Willis R. A. The Borderland of Embryology and Pathology. London, 1962.

К главе XII (Взаимоотношение индивидуального и исторического развития)

Лебедин С. Биогенетич. закон и теория рекапитуляций. Изд. АН Белорусской ССР. Минск, 1936.
Мюллер Ф., Геккель Э. Основной биогенетический закон (избранные работы). Пер. с нем. М.—Л., 1940.
Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. Изд. АН СССР, М., 1939.
Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Изд. АН СССР, М., 1938, 1942.

Труды классиков отечественной эмбриологии

Бэр К. М. История развития животных. Наблюдения и размышления. Изд. АН СССР, серия «Классики науки». М., т. I, 1950; т. II, 1953.
Вольф К. Ф. Теория зарождения. Изд. АН СССР, серия «Классики науки», М., 1950.
Ковалевский А. О. Избранные работы. Изд. АН СССР, серия «Классики науки», М., 1951.
Мечников И. И. Избранные биологические произведения. Изд. АН СССР, серия «Классики науки», М., 1950.

История эмбриологии

Бляхер Л. Я. История эмбриологии в России. Т. I, II. Изд. АН СССР, М., 1955, 1959.
Бляхер Л. Я. Константин Николаевич Давыдов. Изд. АН СССР, М., 1964.
Догель В. А. А. О. Ковалевский. Изд. АН СССР, М.—Л., 1945.
Кнорре А. Г. Сорок лет советской эмбриологии. Арх. анат., 1958, т. XXXV, 2, 3—16.
Нидхэм Дж. История эмбриологии. Гос. изд. иностр. литературы, М., 1947.
Полежаев Л. В. Д. П. Филатов (1876—1943) как ученый и его роль в механике развития. Журн. общей биол., 1946, т. VII, 5, 313—344.
Светлов П. Г. Жизнь и творчество Петра Павловича Иванова (1878—1942). История биологических наук. Вып. 5. М.—Л., 1958, 151—176.
Хлопин Н. Г. и Кнорре А. Г. Петр Павлович Иванов (к 75-летию со дня рождения). Успехи совр. биол., 1953, т. XXXVI, вып. 3 (6), стр. 367—379.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	5
Введение (Предмет и задачи эмбриологии. Объекты и методы эмбриологического исследования. Основные разделы эмбриологии)	7
Глава I. Половые клетки и оплодотворение (проэмбриональный период развития, прогенез)	11
Происхождение половых клеток. Понятие о половом зачатке и критика теории „полового пути“ („непрерывности зародышевой плазмы“)	14
Сперматогенез и оогенез	18
Оплодотворение	27
Определение пола	32
Глава II. Основные понятия эмбриологии	34
Глава III. Характеристика основных этапов эмбрионального развития хордовых на примере ланцетника	45
Дробление	49
Гастрляция	51
Обособление эмбриональных зачатков. Сегментация. Формирование личинки	54
Понятие о презумптивном материале зачатков	57
Глава IV. Развитие низших позвоночных с голобластическими яйцами (круглоротые, гапонидные рыбы, амфибии)	62
Дробление	66
Гастрляция	69
Нейрула. Обособление эмбриональных зачатков. Дифференцировка и сегментация мезодермы	72
Формирование личинки. Метаморфоз	75
Карты презумптивного материала зачатков. Методика маркировки	76
Глава V. Развитие низших позвоночных с меробластическими яйцами (акуловые и костистые рыбы)	78
Оплодотворение. Тип яйцеклеток. Дробление. Дискобластула	79
Гастрляция	82
Обособление тела зародыша от бластодиска, формирование желточного мешка	85
Глава VI. Развитие высших позвоночных с меробластическими яйцами (рептилии, птицы)	88
Яйцеклетка, оплодотворение, яйцевые оболочки	—
Дробление	90
Гастрляция: первая фаза	93
Гастрляция: вторая фаза	96
Формирование и дифференцировка зачатков органов	105
Обособление тела зародыша от внезародышевых частей бластодиска и формирование желточного мешка	—
Зародышевые оболочки	108
Глава VII. Развитие млекопитающих	114
Развитие яйцекладущих млекопитающих	—
Развитие сумчатых	115
Развитие плацентарных млекопитающих	117
Дробление. Образование бластоцисты	—
Гастрляция	118
Трофобласт и образование хориона	120
Желточный мешок	—

Развитие амниона	121
Аллантоис	122
Плацента	124
Глава VIII. Общий очерк эмбрионального развития человека	129
Гаметогенез и овуляция	—
Желтое тело и менструальный цикл	133
Оплодотворение	135
Витрулирование развитие (эмбриональный и плодный периоды)	137
Дробление. Возникновение бластоцисты	—
Имплантация. Дифференцировка трофобласта	139
Первая фаза гаструляции. Образование зародышевого щитка, амниона и желточного мешка. Веззародышевая мезодерма	143
Вторая фаза гаструляции. Первичная полоска, первичный узелок и хордальный отросток	149
Аллантоис, хорион, пупочный круг кровообращения	151
Формирование тела зародыша, дифференцировка эмбриональных зачатков, сегментация мезодермы	152
Рост, формирование тела и основные процессы органогенеза и гистогенеза. Периодизация просомитных и сомитных стадий развития	156
Связь зародыша с материнским организмом. Развитие плаценты	164
Роды	170
Заключение. Сопоставление развития человека с развитием других позвоночных	—
Глава IX. Органогенез и гистогенез	173
Развитие нервной системы и органов чувств	174
Развитие кожи и ее производных	183
Развитие органов пищеварения и дыхания	184
Развитие мочеполовой системы	191
Развитие сосудистой системы и кровообращения у зародыша и плода	202
Глава X. Причинные факторы развития (элементы экспериментальной эмбриологии)	210
Глава XI. Аномалии развития	223
Классификация аномалий развития	224
Двойниковые уродства	—
Грубые аномалии нервной трубки и осевого скелета	228
Грубые аномалии головного конца	231
Грубые аномалии заднего конца тела	232
Грубые дефекты вентральных стенок тела	—
Аномалии развития отдельных органов	—
Гетеротопные органы и ткани	240
Гамартомы	241
Эмбриональные опухоли	242
Тератомы	—
Аномалии развития хориона	243
Факторы, нарушающие нормальный ход развития	—
Глава XII. Взаимоотношение индивидуального и исторического развития организмов	247
Литература	264

